Myxomyceten (Schleimpilze) und Mycetozoa (Pilztiere) – Lebensformen zwischen Pflanze und Tier

W. NOWOTNY

Abstract

Myxomycetes (slime molds) and Mycetozoa (fungal animals) – Intermediate forms between plant and animal.

Myxomycetes and Mycetozoa are extraordinary, but not widely known largely microscopic organisms. Some terminological considerations are followed by a short history of research. The complex life cycle including spores, myxoflagellates, plasmodia and fructifications with their particular structures is described in detail. In the chapters "Distribution and Phenology" as well as "Habitats and Substrata" mainly own experiences from Upper Austria are taken into account. Relations to other organisms including humans could only be exemplified. A glossary and a classification of subclasses, orders, families and genera of myxomycetes should fasciliate a basic overview.

Inhalt

Stapfia 73,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 155 (2000), 7-37.

1. Einleitung

Schleimpilze (Myxomyceten) sind heterotrophe, mit echten Zellkernen ausgestattete Organismen (Eukaryoten), die im Verlauf ihrer Entwicklung einmal im Tierreich, zum anderen im Pflanzenreich beheimatet scheinen. Als begeißelte Schwärmerzellen (Myxoflagellaten) oder als Myxamöben verlassen sie die Sporenhülle. In der Folge entwickelt sich eine nicht aus Zellen aufgebaute Plasmamasse mit unzähligen, sich synchron teilenden Zellkernen, das Plasmodium, für das es unter den Lebewesen keine Parallele gibt. Das Plasmodium wandert unter Nahrungsaufnahme auf der Oberfläche des Substrates. Schließlich bilden sich, abhängig von der Größe des Plasmodiums, einige bis viele Tausende arttypische Fruktifikationen, fest dem Untergrund anhaftend, in Farbe, Form und innerer Struktur von ungeahnter Vielfalt. Nichts erinnert mehr an das namensgebende schleimige Stadium.

Myxomyceten finden, im Gegensatz zu Blütenpflanzen und Pilzen, wenig Beachtung, verblüffen jedoch mit einem außergewöhnlichen Lebenszyklus und faszinieren mit großem Formenreichtum ihrer Fruktifikationen und deren mikroskopischen Strukturen. Sie erhielten aber bis heute keinen befriedigenden Namen. Der Terminus „Myxomycetes" (Schleimpilze) hat seine Berechtigung nur aus Gründen der Tradition. Stets waren es Botaniker bzw. Mykologen, die sich mit diesen Lebensformen beschäftigten, und so kommen auch bis heute nahezu ausschließlich die taxonomischen Regeln der Botanik für diese Organismen zur Anwendung. Eine Nähe zu „Schleimpilzgruppen" wie den Plasmodiomorphales (parasitische Schleimpilze) oder den Labyrithuales (Netzschleimpilze) ist nach heutigem Wissensstand auszuschließen. Damit erweist sich der Begriff „Schleimpilze" für die hier vorgestellten Organismen nicht nur als sachlich falsch, er wird auch den Fruktifikationen dieser einzigartigen Lebenwesen sprachlich nicht gerecht. Auch der von DE BARY geprägte und später von ROSTAFINSKI, LISTER und HAGELSTEIN verwendete Terminus „Mycetozoa" (Pilztiere) setzte sich nicht durch. L. KRIEGLSTEINER (1983) schlug den Begriff „Plasmodial-Amöben" vor. Es wird sich zeigen, ob dieser, einen Bereich des Entwicklungszyklus treffend bezeichnende, aber doch etwas „sperrige" Ausdruck sich etablieren wird.

Die Kurzbeschreibung und Zeichnung eines „Fungus cito crescentes" (= *Lycogala epidendrum* [L.] FRIES) durch PANCKOW im Jahr 1654 gilt als erste Erwähnung eines Myxomyceten in der Literatur. RAY bezeichnet die Art 1660 als *„Fungus coccineum"*, RUPPENIUS beschrieb sie 1718 als *„Lycoperdon sanguineum"*. Die Namensgebung zeigt, daß sowohl RAY als auch RUPPENIUS diese Myxomycetenart im unreifen Zustand bekannt war. Unreife Fruktifikationen sind korallen- bis erdbeerrot gefärbt und zerfließen unter Druck zu roter „Milch", erst nach dem Ausreifen (die Farbe ist nun unscheinbar graubraun) stäubt beim Zerstören der derben Hülle die rosa, beige oder grau gefärbte Sporenmasse. 1719 führte DILLENIUS die Art als *„Bovista miniata"*, 1721 BUXBAUM als *„Lycoperdon epidendrum"*. 1729 prägte MICHELI den Gattungsnamen *„Lycogala"* und sah die Myxomyceten als besondere, den Pilzen nicht vergleichbare Organismengruppe. Es sollte jedoch noch ein Jahrhundert dauern, bis sich seine Erkenntnis endgültig durchsetzen konnte. LINNAEUS (1753) brachte die bis dahin bekannten Arten bei *Lycoperdon*, *Clathrus* und *Mucor* unter. FRIES (1829) kannte zwar bereits das plasmodiale Stadium und gab den Myxomyceten den Namen „Myxogasteres", stellte sie jedoch wieder zu der Gasteromycetes. Erst LINK (1833) führte den Begriff „Myxomycetes" ein und trennte diese Organismengruppe von den Gasteromycetes. Von CIENKOWSKI (1863) stammt die Bezeichnung „Plasmodium". DE BARY (1864) beobachtete die Keimung der Sporen zu Myxoflagellaten oder Myxamöben sowie die rhythmischen, eine Fortbewegung ermöglichende Plasmaströmung, und stellte die Myxomyceten als „Mycetozoa" zum Tierreich. Eine erste umfassende Monographie der Mycetozoa verfaßte ROSTAFINSKI (1875), ein Schüler von DE BARY. In den Monographien von LISTER (1894) und LISTER & LISTER (1925) – es handelt sich um bis zum heutigen Tag beispielhafte, grundlegende Arbeiten, ergänzt mit einzigartigen Illustrationen – werden die Myxomyceten ebenfalls als Mycetozoa bezeichnet. Noch bei der Bearbeitung der Myxomyceten Nordameri-

kas durch HAGELSTEIN (1944) findet sich dieser Terminus. MARTIN (1932, 1960) bringt die Myxomyceten wieder bei den Pilzen unter. In der Hüllschicht der Plasmodiumadern sieht er eine Affinität zu den Hyphenwänden der Pilze, die Möglichkeit zur osmotrophischen Ernährung in flüssigen Medien bezeichnet er als pflanzliche Eigenschaft. OLIVE (1970) betrachtet die Bildung einer Hüllscheide jedoch als analoge Entwicklung und wiederlegte das Argument der osmotrophischen Ernährung mit dem Hinweis, daß auch tierische Zellen (seien es Protozoen oder auch menschliche Zellen) auf diese Weise kultiviert werden können. Sinngemäß übertrug er die tieferen taxonomischen Kategorien (Ordnungen, Familien) ins Tierreich (z.B. Liceida statt Liceales). Erst in letzter Zeit setzt sich die Auffassung durch, daß die Myxomyceten ihre nächsten Verwandten unter den Protozoen haben. In neueren zoologischen Arbeiten, z. B. WEHNER & GEHRING (1990), sind die Myxomyceten den Rhizopoda angegliedert. Aus gegenwärtiger Sicht, scheinen sich die Myxomyceten aus den von OLIVE & STOIANOVITCH (1966) entdeckten Protosteliales entwickelt zu haben. OLIVE (1975) plaziert sie im Reich Protista in der Abteilung Gymnomyxa, Unterabteilung Mycetozoa, Klasse Eumycetozoa, als Unterklasse Myxogastria, zusammen mit der Unterklasse Protostelia. Etwa 900 bis 1000 Arten bzw. Varietäten werden heute den Myxomyceten zugerechnet, davon sind in Europa etwa 650, im Gebiet Österreich-Deutschland-Schweiz etwa 500 Arten bzw. Varietäten nachgewiesen. Damit hat sich die Zahl der Sippen seit dem Erscheinen der Weltmonographie von MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) nahezu verdoppelt. Diese Entwicklung läßt den Schluß zu, daß die Taxonomie der Myxomyceten noch längst nicht abgeschlossen ist.

2. Entwicklungszyklus der Myxomyceten

Die Sporen der Myxomycten werden vor allem durch Luftströmungen (Wind) verbreitet. Eine untergeordnete Rolle spielen Wasser (Regen) und Tiere (Insekten). Häufig lassen sich dicht mit Myxomycetensporen behaftete Insekten beobachten. KELLER & SMITH (1978) und BLACKWELL et al. (1982) konnten nachweisen, daß ein Teil der als Nahrung aufgenommenen Sporen von Myxomyceten von Milben und Käfern keimfähig ausgeschieden werden. Im Fall koprophil (auf Exkrementen von Pflanzenfressern) erscheinender Arten kommen ELIASSON & LUNDQVIST (1979) und STEPHENSON (1989) jedoch übereinstimmend zur Erkenntnis, daß hier die Besiedelung sekundär erfolgt. Ein unbeschadetes Passieren des Verdauungstraktes eines Pflanzenfressers scheint kaum vorstellbar.

Bei der Sporenkeimung spielen Wasserangebot und Temperatur die entscheidende Rolle. Wieweit Osmose bzw. Enzyme von Bedeutung sind, ist noch ungeklärt. Bei Laborversuchen zeigt sich: Sporen keimen besser in einem Absud eines geeigneten Substrates als in reinem Wasser und Sporenmassen keimen besser als einzelne Sporen. Bei manchen Arten scheinen die Sporen eine Ruhepause zu benötigen, ehe eine Keimung möglich ist. Die Keimfähigkeit bleibt in der Regel über mehrere Jahre erhalten. ERBISCH (1964) konnte allerdings auch Sporen von bis zu 75 Jahre altem Herbarmaterial zur Keimung bringen. Die Hüllen der Myxomycetensporen platzen entweder unregelmäßig oder an vorgebildeten Keimporen oder Keimspalten auf (diese zeigen sich als dünnwandigere, hellere, zumeist deutlich begrenzte und bisweilen vorgewölbte Bereiche) und entlassen ein bis vier Protoplasten. Abhängig vom Feuchtigkeitsangebot beginnen diese als Myxoflagellaten oder Myxamöben die



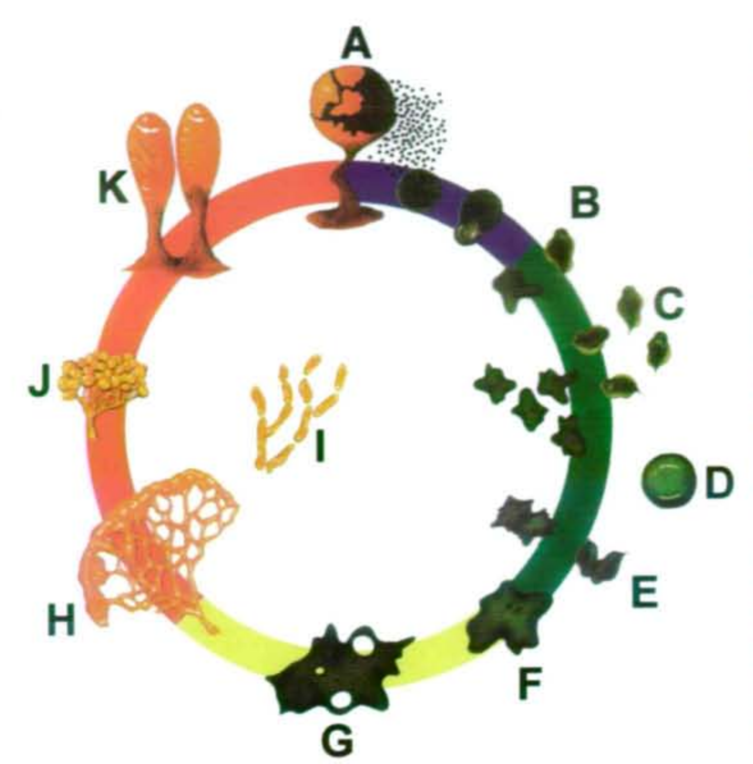
Fig. 1: Der Name Schleimpilze (Myxomyceten) bezieht sich allein auf das vegetative Stadium: ein schleimartiges, sich fortbewegendes, mehr oder weniger netzig-aderiges, fächerartig ausgebreitetes, unter Nahrungsaufnahme wachsendes Plasmodium.



Fig. 2, 3, 4, 5: Die Fruktifikationen der Myxomyceten bilden im Gegensatz zur amöboiden Phase des Plasmodiums pilzartige Strukturen von großer Formenvielfalt.
2: *Physarum viride* var. *aurantium*;
3: *Lamproderma sauteri*;
4: *Arcyria affinis*;
5: *Diderma lyalli*.

Entwicklung einer neuen Generation. Myxoflagellaten können sich nach ALEXOPOULOS (1960) bei Schwinden des Wasserfilms zu Myxamöben umformen, wobei dieser Vorgang sich umkehren kann.

Unter Voraussetzung eines ausreichenden Nahrungsangebotes kommt es durch Plasma- und Kernteilung zur Bildung von Zellkolonien. Bei ungünstigen Umweltbedingungen (Trockenheit, ungewöhnliche Temperaturen, Nahrungsmangel) verkapseln sich die einzelnen Zellen zu Mikrozysten, die bei optimalem Umfeld wiederum Myxamöben bzw. Myxoflagellaten entlassen, die nun den Entwicklungszyklus fortsetzen. Durch paarweise Vereinigung – unabhängig von der Art kommt sowohl Heterothallie als auch Apogamie vor – entsteht die Zygote. Nun erfolgen die Kernteilungen synchron ohne Teilung des Plasmas. Es entsteht das vielkernige, nicht in Zellen geteilte Plasmodium, das sich sonst nur bei den erst 1966 entdeckten Protosteliales findet. Durch pulsierende Plasmaströmungen, die in einer Richtung länger anhalten, bewegt sich das ständig wachsende Plasmodium innerhalb des Substrates oder auf dem Substrat fort, vorerst weg vom Licht und entgegen einer Wasserströmung. Bei den auffallenden Plasmodien der Physarales zeigt eine dunkle, netzartige Kriechspur aus Abfallstoffen den Weg des Plasmodiums. Besonders deutlich wird dies auf unberindetem Totholz oder auf Fallaub, bei Kulturen aber auch auf dem Filterpapier oder an den Wänden des Behälters. Unter ständiger Nahrungsaufnahme wächst das Plasmodium, bei einzelnen Arten werden mehrere dm^2 Ausdehnung erreicht. Schließlich sucht das Plasmodium hellere, trockenere Bereiche bzw. die Oberfläche des Substrates auf. Es teilt sich, abhängig von der Art der Fruktifikation, in mehrere bis tausende Teile oder konzentriert sich zu polsterartigen Gebilden, dann formen sich die arttypischen Sporocarpien und/oder Plasmodiocapien, Pseudoaethalien oder Aethalien. Im Inneren der Fruktifikationen reifen die Sporen und nach deren Verbreitung (teils durch äußere, aber auch durch arttypische Vorgänge begünstigt) erfolgt, entsprechende Umweltbedingungen vorausgesetzt, der Entwicklungszyklus erneut.



Schematische Darstellung 1: Entwicklungszyklus der Myxomyceten.

A: Die Sporen reifer Sporocarpien werden vor allem durch Wind, in geringerem Maße auch durch Wasser (Niederschläge) und durch Insekten verbreitet.
B: In feuchtem Umfeld platzen die Sporen unregelmäßig oder an vorgebildeten Keimspalten bzw. Keimporen auf und entlassen bis zu vier Myxamöben oder Myxoflagellaten. Entsprechend dem vorhandenen Wasserfilm des Substrates, der eine schwimmende bzw. kriechende Fortbewegung ermöglicht, verwandeln sich Amöben in Flagellaten und umgekehrt.
C: Unter Voraussetzung eines ausreichenden Nahrungsangebotes (Bakterien, gelöste Stoffe) kommt es durch Zellteilung zur Koloniebildung.
D: Treten während dieses Stadiums ungünstige Umweltbedingungen (z. B. Trockenheit) auf, verkapseln sich die einzelnen Zellen zu Mikrozysten, die später, bei Eintreten wiederum optimaler Verhältnisse, erneut als Myxamöben oder Myxoflagellaten die Entwicklung fortsetzen.
E, F: Durch paarweises Verschmelzen entsteht die Zygote (unabhängig von der Art kommt sowohl Heterothallie als auch Apogamie vor).
G, H: Unter ständiger Nahrungsaufnahme (nun werden auch Pilzgewebe verdaut) und unter synchron ablaufender Kernteilung entsteht das farblose, milchigweiße, leuchtend gelb bis rot, selten auch blau gefärbte Plasmodium, das bei etlichen Arten beachtliche Ausmaße erreichen kann. In diesem Stadium findet der Name „Schleimpilze" seine Berechtigung. Auf der Suche nach Nahrung und geeigneten Umweltbedingungen wandert das oft netzig ausgebreitete Plasmodium durch rhythmische Plasmaströmungen, die in der gewollten Richtung länger andauern, über das Substrat. Dabei bleiben auf der Unterlage dunkle Kriechspuren zurück.
I: Bei Trockenheit oder Kälte verhärtet das Plasmodium, meist in Teile zerlegt, zu hornartiger Beschaffenheit, den Sklerotien. Noch nach Jahren können diese Ruhestadien bei geeignetem Umfeld als Plasmodium den Zyklus fortsetzen.
J, K: Zur Fruktifikationsbildung kriecht das Plasmodium an trockene, helle Stellen. Da nun auch die Nahrungsaufnahme eingestellt wird, können dies auch höher gelegene Teile lebender Pflanzen oder Steine sein. Das Plasmodium teilt sich in wenige bis tausende Teile, die sich zu arttypischen Fruktifikationen ausbilden, in Form, Farbe und innerer Struktur von ungeahnter Vielfalt.

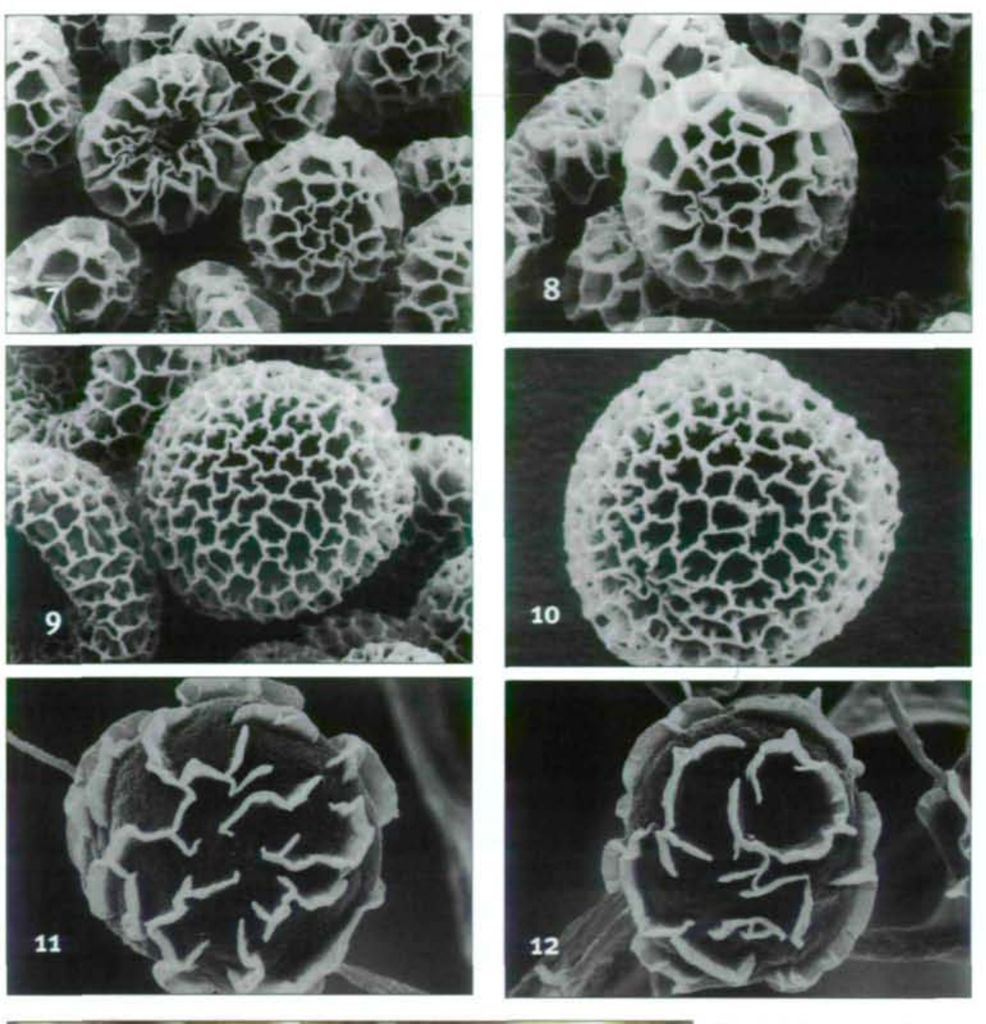
2.1. Sporen

Die Sporen der Myxomyceten sind in der Regel kugelförmig, bei wenigen Arten auch oval oder angedeutet vieleckig im Umriß. Bei einigen Arten (vor allem bei der Gattung *Badhamia*) sind sie zu Klumpen vereinigt und dann oft kreiselförmig: an der nach außen gerichteten Seite abgerundet und hier auch kräftiger skulpturiert, an der nach innen gerichteten Seite kegelförmig verschmälert. Das Farbspektrum der Sporenmasse reicht von Weiß, Grau, Beige und Rosa über mehr oder weniger intensive Gelb-, Orange-, Rot-, Braun- und Olivtöne bis Schwarz. Im durchfallenden Licht zeigen sich die Sporen farblos oder mehr oder weniger getönt in der Farbe der Sporenmasse. Gelegentlich weicht hier der Farbton ab, eine braune Sporenmasse zeigt z. B. rosa Sporen, eine dunkelbraune Sporenmasse oliv gefärbte Sporen im durchfallenden Licht. Unter dem Mikroskop wird deutlich, daß oft nur die Sporenskulptur für die Färbung verantwortlich ist, während die eigentliche Sporenwand kaum pigmentiert ist. Nur wenige Arten haben nahezu glatte Sporen (zumindest unter dem Lichtmikroskop), in der Regel tragen sie eine warzige, stachelige, gratige oder netzige Skulptur, die sich kaum bis sehr deutlich über die

Sporenoberfläche erhebt. Im Vergleich zu Pilzsporen und Pollen von Blütenpflanzen kann angenommen werden, daß die durch die Ornamentation vergrößerte Oberfläche zur Reduzierung der Sinkgeschwindigkeit, und damit zur weiten Verbreitung beiträgt. Die Sporen einiger Arten der Gattung *Echinostelium* haben gleichmäßig verteilte, verdickte Wandstellen, an denen die Sporen ursprünglich aneinander hafteten. Bei den meisten Arten läßt sich, mehr oder weniger deutlich ausgeprägt, ein Keimporus oder eine Keimspalte als hellerer, dünnwandigerer Bereich feststellen. Der Sporendurchmesser innerhalb der Myxomyceten reicht etwa von 5 µm bis 20(24) µm. Unterschiede im Durchmesser innerhalb einer Art im Bereich von 2(3) µm, bei größeren Sporen auch bis 4 µm sind keine Seltenheit. Dabei ist zu bedenken, daß z. B. der Unterschied im Durchmesser von 7 zu 9 µm oder 16 zu 20 µm ein um 100 % vergrößertes Sporenvolumen bedingt. Analog zu den Untersuchungen von GROß & SCHMITT (1974) bei höheren Pilzen (Gasteromyceten, Ascomyceten) ist nicht auszuschließen, daß auch bei den Myxomyceten polykaryotische (vielkernige) Sporen auftreten. GREGORY (1966) sieht in der Ausbildung unterschiedlich großer Sporen bei den Pilzen eine Fortpflanzungsstrategie. Einmal sollen die Sporen bei günstigen Bedingungen für die Verbreitung der Art sorgen (Xenosporen); diese Sporen sind relativ klein. Andererseits soll im weniger günstigem Umfeld die Erhaltung am Standort gesichert werden; diese Sporen (Memnosporen) sind relativ groß. Wieweit diese Verhältnisse – bei Niederen Pilzen weit verbreitet – auch für Myxomyceten zutreffen, bedarf erst einer Klärung. Bei Aufsammlungen mit extrem unterschiedlichen Sporenmaßen, deren „Riesensporen" oft auch eine abweichende Skulptur tragen, handelt es sich jedoch um unvollständig gereifte Fruktifikationen, die sich zumeist einer eindeutigen Determination entziehen. In der Regel sind die Farbe der Spo-

REM I: Die Sporenskulptur (warzig, stachelig, gratig, netzig) erweist sich oft als wesentliches Merkmal bei der Artbestimmung. Nur Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) zeigen die Details. Alle gezeigten Beispiele sind Arten der Familie Stemonitidaceae. 1: *Amaurochaete atra*; 2: *Lamproderma acanthodes*; 3, 4: *L. atrosporum*; 5, 6: *Stemonitis fusca.*

1 2 3 4 5 6



7, 8: *Lamproderma cribrarioides*; **9, 10:** *Stemonaria longa*; **11, 12:** *Lamproderma cacographicum*.



Fig. 6: Bei nahezu allen Gattungen kommen einzelne Arten vor, deren Sporen zu Klumpen vereinigt sind. Besonders ausgeprägt ist dies bei der Gattung *Badhamia*. Die Abbildung zeigt die Sporenklumpen von *Badhamia versicolor*. Diese Art erscheint im Sommer und Herbst auf der bemoosten Rinde lebender Bäume und gilt als selten. Der Grund mag sein, daß diesem Standort in Bezug auf Myxomyceten wenig Aufmerksamkeit geschenkt wird.

renmasse, die Farbe der Sporen im durchfallenden Licht, die Sporenform, das Sporenornament und der Sporendurchmesser wesentliche Bestimmungsgrundlagen.

2.2. Myxoflagellaten und Mikrozysten

Lange Zeit galten die Myxoflagellaten als eingeißelig. ELLIOT (1949) und LOQUIN (1949) entdeckten unabhängig voneinander bei über 50 Arten eine zweite, kurze, zurückgebogene

und der Zellwand anhaftende Geißel an der Basis der langen, beweglichen Geißel. ROSS (1958) konnte dies für weitere 19 Arten zeigen, die bis dahin als eingeißelig galten. COHEN (1959) sah an der Basis der echten Geißel eine geißelartige Pseudopodie, schloß jedoch das Vorkommen einer echten zweiten Geißel bei etlichen Arten nicht aus. KERR (1960) beobachtete bei Myxoflagellaten von *Didymium nigripes*, daß diese vorerst eine 10 µm lange bewegliche Geißel haben und erst Stunden später eine zweite, kurze Geißel festzustellen ist. Dies erklärt seiner Ansicht nach die bis dahin unterschiedlichen Auffassungen. Heute gilt die Erkenntnis von ALEXOPOULOS & MIMS (1979), wonach Myxoflagellaten grundsätzlich biflagellat (zweigeißelig) sind, daß aber auch gelegentlich eingeißelige bis mehrgeißelige Myxoflagellaten vorkommen.

HECHLER (1980) konnte bei Myxoflagellaten von *Brefeldia maxima* beobachen, daß die Geißel neben der Fortbewegung auch der Nahrungsaufnahme dient. Durch gezielte Bewegungen werden Bakterien in eine Vertiefung gestrudelt, die sich anschließend zur Vakuole verschließt. STOCKEM & STIEMERLING (1976) wiesen bei Flagellaten von *Physarum confertum* ein Verdauungssystem nach, das jenem tierischer Mikroorganismen weitgehend ähnlich ist.

Bei ausreichendem Nahrungsangebot (Bakterien, Pilzsporen – in Kultur aber auch gelöste Stoffe, was auch unter natürlichen Bedingungen angenommen werden darf) kommt es durch Kern- und Plasmateilung zur Bildung von Zellkolonien. Treten während dieses Stadiums ungünstige Umweltbedingungen ein – vor allem Trockenheit spielt hier eine entscheidende Rolle – verkapseln sich die einzelnen Zellen zu Mikrozysten. HENNEY & CHU (1977) stellten fest, daß die Hüllschicht der Mikrozysten aus Polysacchariden, Lipiden und Proteinen besteht. Bei *Didymium*-Arten zeigte sich diese als stachelig ornamentiert. Stellen sich wieder optimale Bedingungen ein, schlüpfen Myxamöben bzw. Myxoflagellaten aus der zuvor selbstgeschaffenen Hülle und setzten den Entwicklungszyklus fort.

2.3. Plasmodium und Sklerotium

Plasmodien, neben den Myxomyceten nur bei den Protosteliales bekannt, sind einzigartig: viele bis unzählige Zellkerne, die sich zudem synchron teilen, in einer einzigen, sich fortbewegenden, durch Nahrungsaufnahme ständig wachsenden „Riesenzelle".

Als Nahrung dienen Bakterien, Protozoen, Schimmelpilze, Algen, organisches Material und gelöste Stoffe, aber auch höhere Pilze (Sporen, Hyphen oder ganze Fruchtkörper). Zeitrafferaufnahmen von BAUMANN zeigen, daß Plasmodien von *Badhamia utricularis* auch größere Pilzfruchtkörper (z. B. *Flammulina velutipes* = Samtfußrübling, *Panellus serotinus* = Gelbstieliger Seitling) in wenigen Stunden vollständig auflösen können.

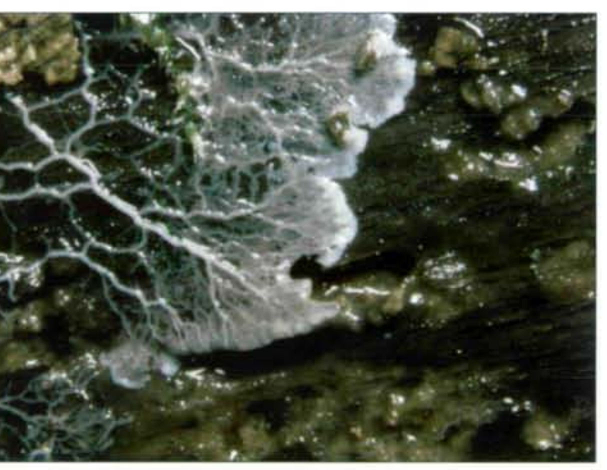


Fig. 7: Fächerartig ausgebreitet, mit deutlichen Hauptadern in denen die Plasmaströmung erfolgt und mit wulstiger Front bewegt sich das Plasmodium (hier ein Phaneroplasmodium der Ordnung Physarales) auf dem feuchten Substrat. Eine Artbestimmung aufgrund eines Plasmodiums ist kaum möglich, die Zuordnung zu Gattungen oder Familien gelingt dagegen bei einiger Erfahrung.

Nach ALEXOPOLOUS (1960) lassen sich drei Typen von Plasmodien unterscheiden, von denen allerdings auch Zwischenformen vorkommen.

Der aufgrund seiner Lebensweise auf der Oberfläche des Substrates und wegen seiner Auffälligkeit, was Größe und Färbung betrifft, meist untersuchte Typ ist das Phaneroplasmodium, charakteristisch für die Ordnung Physarales. Es ist auffällig gefärbt (weiß, gelb,

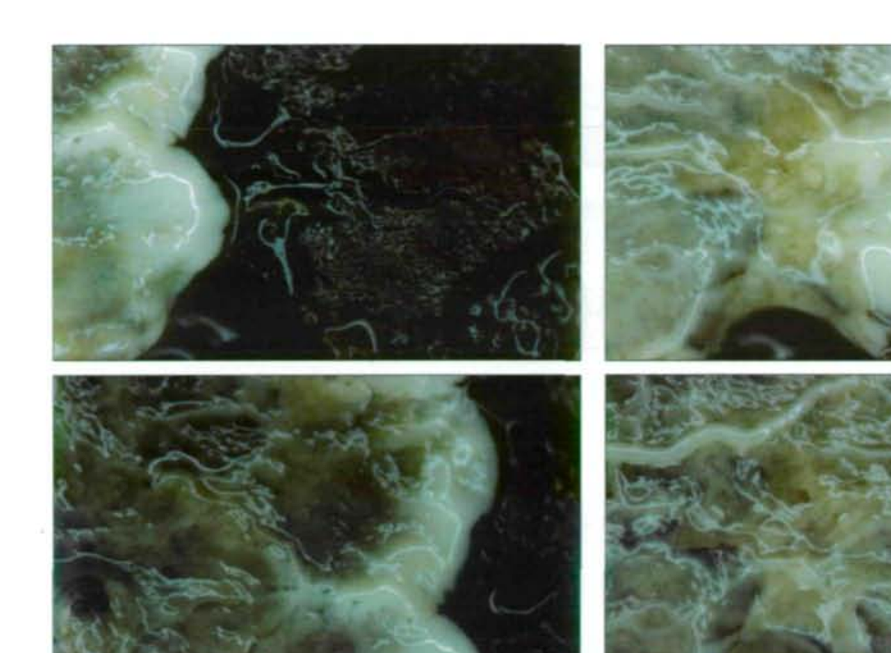


Fig. 8-11: Wechselnde Plasmaströmungen, die in Bewegungsrichtung länger andauern, ermöglichen das Wandern des Plasmodiums. Diese bei Zeitrafferaufnahmen eindrucksvolle Fortbewegung, verlangt, um mit freiem Auge wahrgenommen zu werden, eine Beobachtung über mehrere Stunden. Über Nacht ist es leicht möglich, daß ein Plasmodium von der Oberseite z. B. eines Rindenstückes, auf dessen Unterseite gewechselt hat oder sich auch vorübergehend in feinen Ritzen oder Spalten einer Beobachtung entzogen hat.

orange), aderig-netzig strukturiert, in Wanderrichtung fächerartig ausgebreitet und an der Front wulstig berandet. Unter dem Mikroskop zeigt sich innerhalb einer gelatinösen Umhüllung eine rhythmische Bewegung des deutlich granulierten Plasmas, die in Bewegungsrichtung länger anhält, und somit die Fortbewegung ermöglicht. Eindrucksvoll zeigen dies Zeitrafferaufnahmen. Während der Fortbewegung wird die gelatinöse Hüllschicht, versetzt mit Abfallstoffen abgelagert und hinterläßt eine dunkle, das Bild des vernetzten Plasmodiums nachzeichnende Spur auf dem Substrat – besonders deutlich an Blättern der Laubstreu zu beobachten.

Während bei Plasmaströmungen in Pflanzenzellen Geschwindigkeiten von 2-78 µm/sec gemessen wurden, erreicht die Strömungsgeschwindigkeit bei Plasmodien von Myxomyceten bis 1000 µm/sec.

Bei der Ordnung Stemonitales findet man ein Aphanoplasmodium. Dieses ist während des aktiven Stadiums, das im Inneren des Substrates (meist Totholz) abläuft, hyalin und wenig auffallend. Es bildet ein feinstverzweigtes Netz; das Plasma ist kaum granuliert; die Trennung von einer äußeren, gelatinösen Schicht ist nur bei den wenigen Hauptadern wahrzunehmen. Im Freiland erscheint es erst unmittelbar vor der Fruktifikationsbildung an der Oberfläche des Substrates.

Der dritte Typ, das Protoplasmodium, scheint die ursprünglichste Form zu sein und findet sich bei den Gattungen *Echinostelium*, *Clastoderma* und *Licea*. Hier erfolgt eine Plasmaströmung nur innerhalb eines winzigen „Tropfens" auf der Oberfläche des Substrates, jegliche Fortbewegung fehlt. Protoplasmodien bilden nur eine einzige Fruktifikation. Da sie in der Regel wie gesät auftreten, erscheinen trotzdem oft ausgedehnte Kolonien von Fruktifikationen.

Plasmodien der Ordnung Trichiales zeigen eine Kombination der Eigenschaften von einem Phaneroplasmodium und einem Aphanoplasmodium.

Unabhängig vom Plasmodiumtyp, kommt es in allen Plasmodien zu einer synchronen Kernteilung. Die Steuerungsmechanismen sind bis heute weitgehend ungeklärt. Ebenso ist ungeklärt: Handelt es sich bei einem Plasmodium um eine vielkernige (tausende bis unzählige Kerne) Zelle oder um einen Organismus ohne differenzierte bzw. ausgebildete Zellwände.

Bezeichnet man Myxomyceten als „nichtzellige" Organismen, bezieht sich das allerdings nur auf das Plasmodium und die Fruktifikationsstrukturen. Sporen, Myxamöben, Myxoflagellaten und Zygoten entsprechen jedenfalls den Eigenschaften einer Zelle.

Auf unterschiedliche Weise reagieren Plasmodien auf für sie ungünstige Bedingungen. Trockenheit, zu hohe oder zu niedrige Temperatur, fehlende Nahrung, zu geringer oder zu

hoher PH-Wert, zu hoher osmotischer Druck und Belastungen durch Schwermetalle können als Auslöser wirksam werden.

Phaneroplasmodien verhärten zu hornartigen, dem freien Auge sichtbaren „Sklerotien". In ihrem Inneren formen sich zahlreiche Makrozysten, jeweils von einer Membran umhüllt, 10-25 µm im Durchmesser und bis zu 14 Zellkerne enthaltend. Etliche Arten der Physarales überwintern auch in diesem Stadium.

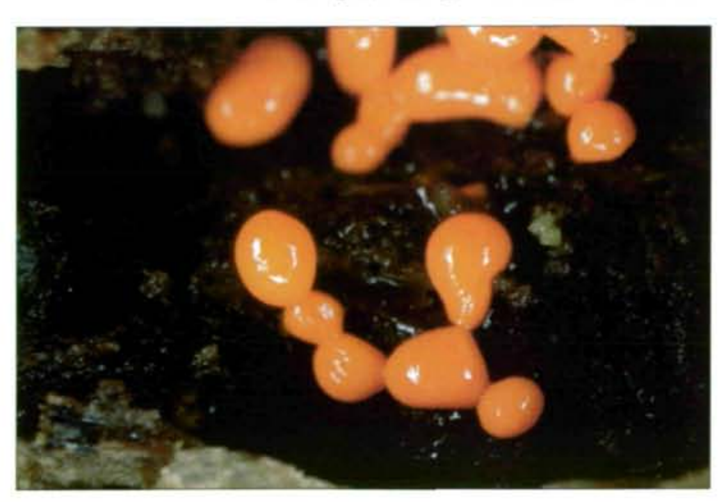
Aphanoplasmodien entwickeln keine hornartigen Sklerotien. Sie reduzieren sich zu mikroskopisch kleinen Partikeln, die allerdings in der Verteilung ein Bild des ursprünglichen Plasmodiums wiedergeben. Diese, als Aphanosklerotien bezeichneten „Zysten" entwickeln sich bei Eintreten günstiger Bedingungen überraschend schnell zu Fruktifikationen. Dies mag die Ursache sein, daß bei Kulturen von Borke lebender Bäume in feuchter Kammer innerhalb kurzer Zeit (oft schon innerhalb von 24 Stunden) Sporocarpien von Arten der Ordnung Stemonitales erscheinen.

Ähnlich verhält es sich mit den winzigen „Zysten" die sich aus Protoplasmodien bei ungünstigen Umweltbedingungen bilden.

Bei Plasmodien, die sich fortbewegen (Phaneroplasmodien und Aphanoplasmodien) zeigen sich erstaunliche Eigenschaften. CLARK & HAKIM (1980) konnten nachweisen, daß für Plasmodien von *Didymium iridis* Filter mit einem Porendurchmesser von 3 µm kein Hindernis darstellen. Bei Zeitrafferaufnahmen von BAUMANN erreichte ein Plasmodium von *Badhamia utricularis* eine überhängende „Geländestufe" des Substrates. In Form von drei fadenartigen, anfangs freischwebenden Strängen wurde der neue Untergrund erreicht. Über diese winzigen „Brücken" strömte anschließend das gesamte, viele cm² ausgedehnte Plasmodium nach unten, um dort seinen Weg fortzusetzen. Um anläßlich einer Pilztagung die Wanderung eines Plasmodiums zu dokumentieren, wurde vom Autor ein Stück Totholz mit dem Plasmodium von *Fuligo septica* in einer dichtverschlossenen Blechschachtel deponiert. Über Nacht war das Plasmodium durch die nadelstichfeine Öffnung des Scharnieres nach außen gewandert und hatte dort zur allgemeinen Verblüffung ein nahezu reifes, polsterförmiges Aethalium gebildet.

Bisweilen erreichen Plasmodien gewaltige Ausmaße. ING (1999) erwähnt zwei außergewöhnliche Funde aus Großbritannien. Ein hohler *Ulmus*-Stamm, 9 m lang und 50 cm im Durchmesser, war auf der gesamten Innenseite von *Trichia scabra* besiedelt. Da der Hypothallus allen Sporocarpien gemeinsam war, darf von einem riesigen Plasmodium ausgegangen werden. Bei einem Plasmodium von *Brefeldia maxima*, etwa 1 m² ausgedehnt, vermutet er ein Gewicht von etwa 20 kg, eine unvorstellbare Masse für einen einzelligen Organismus.

Fig. 12: Beim Auftreten ungünstiger Umweltbedingungen (vor allem Trockenheit spielt eine Rolle), bilden die Plasmodien hornartige Ruhestadien, die als Sklerotien bezeichnet werden. Nach dem nächsten Regen erwacht das Plasmodium zu neuem Leben.



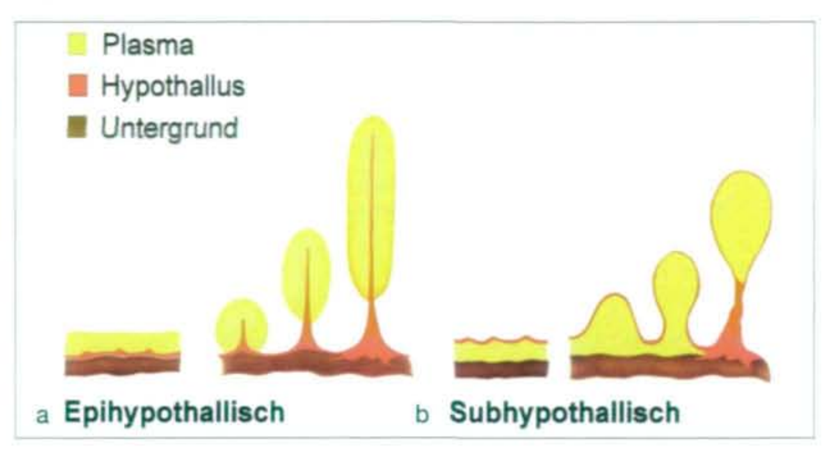
2.4. Bildung der Fruktifikationen

Die unterschiedliche Art und Weise der Fruktifikationsbildung findet in der Systematik Berücksichtigung durch die Aufstellung von drei Unterklassen: Ceratiomyxomycetidae (mit nur einer Gattung: *Ceratiomyxa*), Myxogastromycetidae und Stemonitomycetidae.

Bei *Ceratiomyxa* entwickeln sich die Sporen auf Stielen an der Oberfläche säulenartiger, geweihförmiger, büschelig verzweigter oder wabenartiger Sporophore, die auch noch bei Sporenreife eine schleimige Konsistenz aufweisen und bei Berührung zerfließen. OLIVE (1970) stellte die Gattung *Ceratiomyxa* zu den Protosteliales. Er sieht das sporenbildende Stadium dieser Gattung nicht als Einzelfruktifikation sondern als Population von Fruktifikationen, in der sich auf einer gemeinsamen, schleimigen Unterlage zahlreiche, einsporige Sporocarpien entwickeln. Da jedoch bisher bei den Vertretern der Protosteliales keine Sexualität nachgewiesen werden konnte, wohl aber bei *Ceratiomyxa*, sehen ALEXOPOULOS & MIMS



Fig. 13 (links): Sporocarpien von *Didymium squamulosum* haben sich auf Stroh entwickelt. Noch sind die dunklen Kriechspuren des ursprünglichen Plasmodiums zu erkennen.



Schematische Darstellung 2: Fruktifikationsentwicklung
a) epihypothallisch: Der Hypothallus bildet sich als Unterlage auf dem Substrat. An den Stellen zukünftiger Fruktifikationen wächst kontinuierlich ein Stiel (und in dessen Fortsetzung eine Columella), an dem das Plasmodium nach oben kriecht. Erst unmittelbar bei der Reife bildet sich eine zarte, meist bald schwindende Peridie. Hypothallus, Stiel und Columella bilden eine morphologische Einheit. Diese Art der Fruktifikationsbildung führte zur Aufstellung der Unterklasse Stemonitomycetidae.
b) subhypothallisch: Der Hypothallus bildet eine Deckschichte. An den Stellen der späteren Fruktifikationen bläht er sich auf, Plasmodium strömt ein, dann schrumpft der Stielbereich bzw. die Basis runzelig zusammen, der Hypothallus liegt nun dem Substrat auf. Peridie, Stielhülle und Hypothallus bilden eine morphologische Einheit. Diese Art der Fruktifikationsbildung ist bezeichnend für die Unterklasse Myxogastromycetidae.

(1979) *Ceratiomyxa* weiter, wenn auch als isolierte Gruppe, im Nahbereich der Myxomyceten. Allerdings haben die Sporen von *Ceratiomyxa* nach REM-Untersuchungen von SCHOKNECHT & SMALL (1972), im Gegensatz zu allen anderen Myxomycetensporen, kein Sporenornament. KRIEGLSTEINER (1993) vermutet, daß *Ceratiomyxa* eine Art „parallelen Gipfel" neben den echten Myxomyceten innerhalb der Evolution der Protosteliden darstellt.

Bei den Myxogastromycetidae entstehen die Sporen im Inneren der Fruktifikationen (Myxogasterocarpien). Ein Großteil der Arten fruktifiziert subhypothallisch (unter dem Hypothallus). Der Hypothallus bildet sich als Deckschichte, an den Stellen späterer Fruktifikationen bläht er sich auf, das Plasmodium strömt ein, der Stielbereich schrumpft runzelig zusammen, der Hypothallus liegt schließlich dem Substrat auf. Hypothallus, Stielhülle und Peridie bilden eine morphologische Einheit.

Die abweichende Art und Weise der Fruktifikationsbildung bei den Stemonitomycetidae wurde zuerst von DE BARY (1866) beobachtet, ROSS (1973) stellte die Unterklasse auf. Hier bilden sich die Fruktifikationen epihypothallisch (über dem Hypothallus). Der Hypothallus bildet sich als Unterlage auf dem Substrat, an den Stellen zukünftiger Fruktifikationen wächst ein Stiel, an dem das Plasmodium nach oben strömt. Erst unmittelbar bei der Reife bildet sich eine zarte, meist bald schwindende Peridie. Hypothallus, Stiel und Columella bilden hier eine morphologische Einheit.

Im Gegensatz zum Plasmodienstadium (Plasmodien lassen sich ohne Probleme in mehrere Stücke teilen und können ungünstige Umweltbedingungen als Sklerotien überdauern) reagieren Myxomyceten im Stadium der Fruktifikationsbildung sehr empfindlich auf äußere Einflüsse. Wenn überhaupt, kommt es dann zur Bildung extrem unterschiedlicher Sporen und monströs gestalteter Capillitien, die eine Bestimmung erschweren oder aber auch unmöglich machen. Bei der Determination von Fruktifikationen aus Kulturen in feuchter Kammer sollte dieser Umstand stets berücksichtigt werden.

2.4.1. Sporocarpien, Plasmodiocarpien, Aethalien und Pseudoaethalien



Fig. 14: Beginn der Fruktifikationsbildung bei *Badhamia utricularis* (subhypothallisch). In diesem Stadium reagieren Myxomyceten äußerst empfindlich auf Störungen.

Reife Myxomycetenfruktifikationen der Unterklassen Myxogasteromycetidae und Stemonitomycetidae lassen sich vier, nicht immer deutlich voneinander zu unterscheidenden Fruktifikationstypen zuordnen: Sporocarpien (der in der Literatur häufig anzutreffende Ter-

minus „Sporangien“ sollte auf Organismen mit zelligem Aufbau beschränkt bleiben), Plasmodiocarpien, Aethalien und Pseudoaethalien.

Ein Großteil der Arten fruktifiziert als Sporocarpien. Dabei teilt sich die Plasmamasse in wenige bis tausende Teile und bildet locker verteilte bis dichtgruppierte, sitzende oder gestielte Fruktifikationen in arteigener Form und Größe. Der ursprüngliche Umfang eines Plasmodiums ist an der Anzahl der Individien, nicht an der Größe der einzelnen Sporocarpien ersichtlich.

Plasmodiocarpien haben keine festgelegte Form und sind in der Größe sehr variabel. Hier teilt sich das Plasmodium entweder überhaupt nicht, die Fruktifikationen spiegeln dann die netzige Gestalt des Plasmodiums wieder, oder es teilt sich in mehr oder weniger große Teile, entsprechend den Hauptadern des Plasmodiums, und bildet langgestreckte, gewundene bis verzweigte Fruktifikationen.

Die Bildung von Sporocarpien und Plasmodiocarpien geht oft ineinander über. Bei etlichen Arten ist es geradezu typisch, daß sie in beiden Formen fruktifizieren können.

Bei der Bildung von Aethalien konzentriert sich das Plasmodium zu polsterförmigen oder kugelförmigen, oft recht großen Gebilden. Außen bildet sich eine derbe oder häutige Hülle, der Cortex. Im Inneren entwickeln sich ineinander verwobene, nicht deutlich voneinander abgegrenzte Fruktifikationen, deren Peridie nur fragmentarisch ausbildet ist und als Pseudocapillitium bezeichnet wird.



Fig. 15: Reifende Sporocarpien von *Trichia decipiens* (subhypothallisch). Schon ist der Stiel runzelig zusammengeschrumpft, das in die Sporocarpie aufgestiegene Plasma bildet die Sporen und das Capillitium.

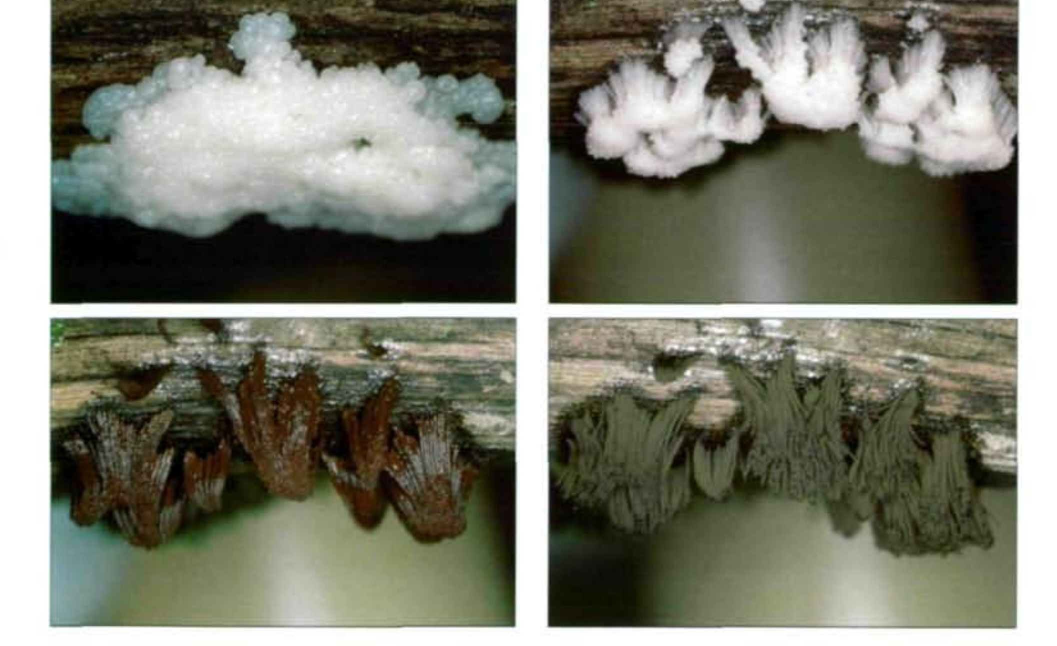


Fig. 16-19: Fruktifikationsbildung bei *Stemonitis fusca* (epihypothallisch). Die Bildfolge zeigt die Entwicklung über etwa 20 Stunden.





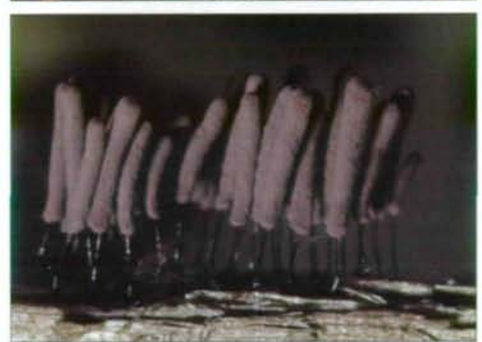




Fig. 20-23: Sporocarpien haben eine arttypische Form und Größe. Um sie zu bilden, teilt sich die Plasmamasse, abhängig von ihrer Größe, in wenige bis tausende Teile, die zu dicht gedrängten bis locker verteilten Fruktifikationen ausreifen.
20: *Trichia scabra.* Sitzende Sporocarpien, dazwischen wenige gestielte Sporocarpien von *Hemitrichia clavata* (beide Arten sind Besiedler von Totholz, vorzugsweise bis ausschließlich Laubholz, und können vor allem im Herbst häufig angetroffen werden.
21: *Badhamia utricularis.* In typischer Art an schlaffen, strohfarbenen, bandartigen Stielen hängend, zeigt sich durch Kalkarmut ein metallisches Irisieren der Peridie.
22: *Stemonitopsis hyperopta.* Erst die Sporen unter dem Mikroskop, die bei Verwendung von Immersion ein feines, großmaschiges Netz zeigen, bestätigen die Art, makroskopisch gibt es große Ähnlichkeit mit nahestehenden Arten.
23: *Diderma testaceum.* Eine eierschalenartige, anfangs oft rosa gefärbte und eine häutige, von Kalk bestäubte, blaugrau wirkende innere Peridie sowie die flache, rosabraune Columella kennzeichnen die Art, die gerne in der Laubstreu fruktifiziert.

Pseudoaethalien sind dichtgepackte Ansammlungen vieler Sporocarpien, die eine einzelne, große Fruktifikation, vergleichbar einem Aethalium, vortäuschen. Jede Einzelfruktifikation besitzt hier jedoch, zumindest anfangs, eine vollständige Peridie.

2.4.2. Strukturen der Fruktifikationen

Die Eigenschaften von Hypothallus, Peridie, Stiel, Columella, Capillitium und Sporen (siehe dazu den Abschnitt „Sporen" unter „Entwicklungszyklus") bilden die Grundlage der Artbestimmung. Bei einigen Arten kommt auch eine Pseudocolumella bzw. ein Pseudocapillitium vor.

Hypothallus

Der Hypothallus wird vom Plasmodium während der Reifephase gebildet und zeigt sich schließlich als häutige Basis, mit der die Fruktifikationen dem Substrat anhaften. Er ist





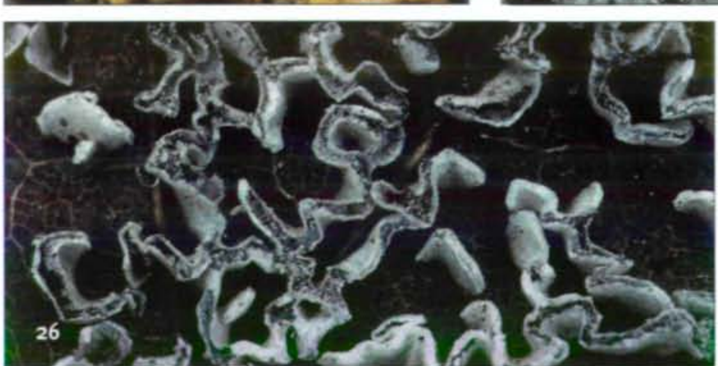
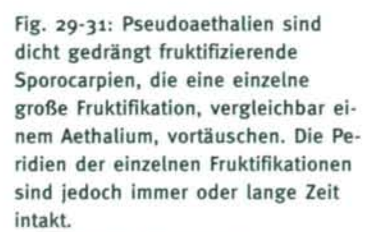


Fig. 24-26: Plasmodiocarpien haben keine festgelegte Form. Die Fruktifikationen spiegeln ganz oder teilweise die Form des ursprünglichen Plasmodiums wieder.
24: *Hemitrichia serpula.* Diese Art gilt als Paradebeispiel für die Fruktifikation in Form von Plasmodiocarpien. Sie besitzt ein elastisches Capillitium, das sich mit einer Pinzette mehrere cm ausdehnen läßt. **25:** *Didymium serpula.* Nur durch kleine eingesenkte Flecken zeigt sich das ursprüngliche Plasmodiumnetz. Im Capillitium dieser Art fallen blasenartige, von Röhren durchwachsene Strukturen ins Auge. **26:** *Physarum bivalve.* Hier ist das ursprüngliche Netz nur fragmentarisch nachgezeichnet. Die Fruktifikationen öffnen sich entlang einer vorgebildeten Längsspalte.

Fig. 27-28: Aethalien sind polsterförmige Ansammlungen ineinander verwobener, nicht deutlich voneinander abgegrenzter Sporocarpien innerhalb eines mehr oder weniger ausgeprägten Cortex.
27: *Fuligo leviderma*. Der Cortex ist hier deutlich ausgeprägt.
28: *Fuligo septica*. Ohne deutlichen Cortex erkennt man die ineinander verwobenen Sporocarpien.






Fig. 29-31: Pseudoaethalien sind dicht gedrängt fruktifizierende Sporocarpien, die eine einzelne große Fruktifikation, vergleichbar einem Aethalium, vortäuschen. Die Peridien der einzelnen Fruktifikationen sind jedoch immer oder lange Zeit intakt.
29: *Tubifera ferruginosa*;
30: *Arcyria stipata;*
31: *Metatrichia vesparium.*








Schematische Darstellung 3: Strukturen der Frutifikationen.



flächig ausgebreitet, vielen bis Tausenden Sporocarpien gemeinsam, scheibenförmig an der Stielbasis isoliert stehender Fruktifikationen oder in Stränge aufgelöst. Zart bis derb oder hornartig, schwammig-netzig strukturiert bis krustenartig, durchscheinend bis opak, nahezu farblos über alle Brauntöne bis Schwarz, mehr oder weniger glänzend, teils von Kalk durchsetzt oder mit aufgelagertem Kalk tritt er in Erscheinung. Im durchfallenden Licht zeigen sich netzige, faserige, ledernarbige oder pergamentartige Strukturen.

Peridie

Bei den Myxogastromycetidae bilden sich die Sporen innerhalb einer Hülle, der Peridie, die bei etlichen Arten der Ordnungen Stemonitales und Echinosteliales bereits unmittelbar bei der Reife schwindet und kaum oder gar nicht zu beobachten ist. Bei den anderen Arten bleibt sie lange Zeit vollständig, als basaler Becher, als Kragen an der Stielspitze oder als Netz bestehen. Sie kann aus einer (dies ist meist der Fall) oder aus zwei bis drei (selten), mehr oder weniger deutlich erkennbaren Lagen aufgebaut sein. Die Farbe im Auf- und Durchlicht, die Dicke, die Struktur der Oberfläche und der Innenseite, die Art des Aufbrechens (unregelmäßig bzw. anhand vorgebildeter Spalten, Deckel oder Netzlinien) und das Vorkommen von amorphem, körnigem oder kristallinem Kalk geben wichtige Merkmale zur Bestimmung. Metallischer Glanz und Irisieren (besonders bezeichnend für die Gattung *Lamproderma*) beruhen nicht auf Färbung sondern auf Lichtbrechung, vergleichbar den Schuppen mancher Schmetterlinge oder den Farbeffekten einer Ölpfütze.

Stiel

Bei den meisten gestielten Arten kommt ein Stiel konstant vor, einige Sippen bilden in der Regel jedoch sowohl gestielte als auch sitzende Fruktifikationen. Die Länge des Stieles im Verhältnis zur Sporocarpie, seine Form, Oberflächengestaltung, Farbe und innere Struktur (hohl, faserig, netzig, gefüllt mit gra-



Fig. 32-41: Die Sporenmasse der Myxomyceten ist zumindest im Augenblick der Reife von einer Hülle, der Peridie eingeschlossen. An wenigen Beispielen soll die Fülle der Möglichkeiten, was Aufbau, Beständigkeit und Art des Öffnens betrifft, gezeigt werden.

32: *Lamproderma sauteri*. In metallischen Farben irisiert die dauerhafte Peridie, bezeichnend für diese Gattung. 33: *Stemonitopsis typhina*. Die zarte, silbrig glänzende Peridie erweist sich als wenig dauerhaft.

34: *Lepidoderma tigrinum*. Die dunkle Peridie ist besetzt mit ausgezackten Plättchen aus kristallinem Kalk.

35: *Diderma alpinum*. Eierschalenartig wirkt die aus granuliertem Kalk aufgebaute, äußere Peridie.

36: *Physarum leucophaeum*. Die zarte Peridie mit Kalkauflage zerfällt bald in netzartig getrennte Schollen.

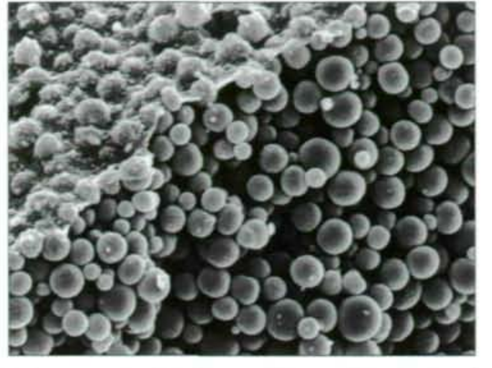
37: *Arcyria versicolor*. Bei dieser Gattung ist nur ein basaler Becher der Peridie von Dauer.

38: *Perichaena depressa*. Hier öffnet sich die Peridie entlang eines vorgebildeten Deckels. 39: *Trichia erecta*. Die Bruchstellen der Peridie sind durch helle Netzlinien vorgegeben.

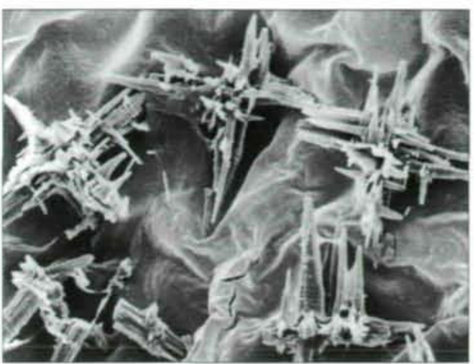
40: *Cribraria cancellata*. Bei der Gattung *Cribraria* bildet die Peridie bald nach der Reife ein Gitter oder Netz.

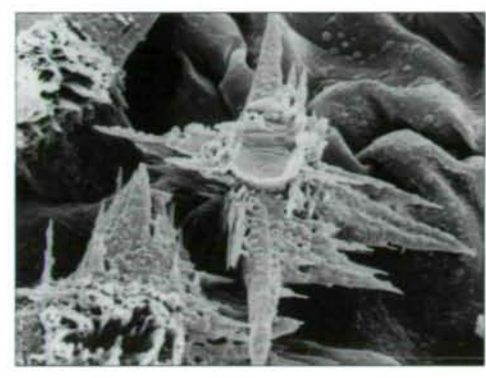
41: *Cribraria piriformis*. Teil des Peridialnetzes. Die Netzknoten sind von der arteigenen Granulation besetzt.

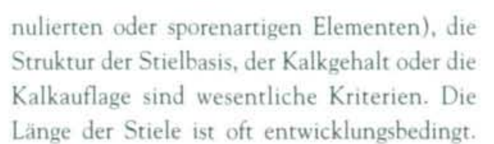
REM II: Kalkstrukturen der Peridie:
1: kugelig granulierter Kalk bei *Diderma asteroides* (Kalkgranulation findet sich auch bei den Gattungen *Physarum, Craterium* und *Badhamia*).
2-4: Kalkkristalle einer bislang unbeschriebenen *Didymium*-Art. Kristallinen Kalk bilden auch die Gattungen *Lepidoderma* und *Mucilago*.











nulierten oder sporenartigen Elementen), die Struktur der Stielbasis, der Kalkgehalt oder die Kalkauflage sind wesentliche Kriterien. Die Länge der Stiele ist oft entwicklungsbedingt. So bilden sich bei großer Feuchtigkeit meist auffallend kurze Stiele. Auch innerhalb einer Kollektion schwankt die Stiellänge oft beträchtlich. Eine Reaktion auf Schwerkraftreize (Geotropismus) kommt nicht vor.

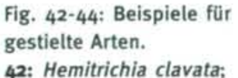


Fig. 42-44: Beispiele für gestielte Arten.
42: ***Hemitrichia clavata*;**
43: ***Diachea leucopodia*;**
44: ***Physarum psittacinum*.**







Columella

Eine Columella findet sich nur bei den Gattungen der Ordnungen Echinosteliales, Physarales und Stemonitales, fehlt aber auch hier bei einigen Arten. Bei gestielten Sippen erscheint sie als Fortsetzung des Stieles, diesem morphologisch gleich oder von anderer Struktur. Bei den Stemonitales erreicht sie oft den Scheitel der Sporocarpien. Bei sitzenden Formen entwickelt sich die Columella keulenförmig, kugelförmig oder polsterförmig. Bisweilen ist sie auf eine Verdickung des Bodens am Grunde der Fruktifikation reduziert. Form, Größe, Farbe und Vorkommen oder Fehlen von Kalk sind die wichtigen Merkmale. Der Columella entspringt in der Regel das Capillitium.

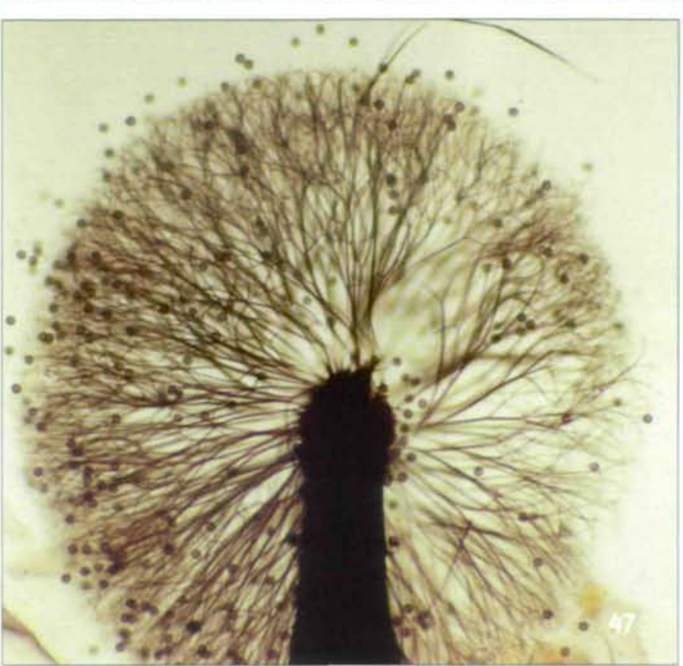
Als Pseudocolumella wird bei den Gattungen *Badhamia, Craterium, Physarum* und *Didymium* eine dichte Ansammlung von Kalkknoten oder Kalkablagerungen im Zentrum oder an der Basis der Fruktifikation bezeichnet.

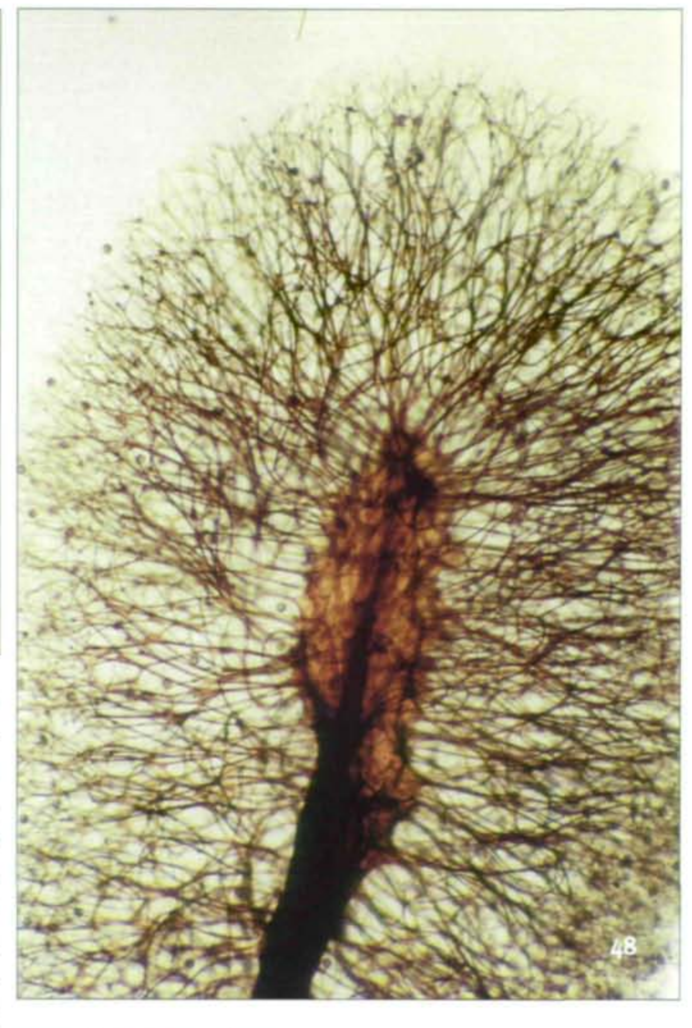




Fig. 45-48: Die Columella, als polster- bis kugelförmige Struktur an der Basis sitzender Fruktifikationen bzw. als Fortsetzung des Stieles ist in der Regel Ausgangspunkt für das Capillitium.

45: ***Diderma globosum*; 46: *D. floriforme*; 47: *Lamproderma columbinum*; 48: *L. cucumer*.**





Capillitium

Mit Ausnahme der Ordnung Liceales und einigen Arten der Gattung *Echinostelium* findet sich im Inneren der Fruktifikationen neben der Sporenmasse ein System röhrenartiger oder kompakter Fäden, das Capillitium. Es ist strahlenartig ausgerichtet, mehr oder weniger verzweigt und vernetzt, einheitlich netzig oder besteht aus ineinander verwobenen und verschlungenen Fäden. Es behält insgesamt seine ursprüngliche Form oder tritt bei der Reife elastisch aus. Bei einigen Gattungen der Ordnung Physarales besteht es aus kalkgefüllten Röhren oder einem System von Kalkknoten, die durch kalkfreie Fäden netzig verbunden sind. Bei der Ordnung Trichiales kommen auch freiliegende Capillitiumfäden vor (sogenannte Elateren), die hygroskopisch reagieren und zur Auflockerung der Sporenmasse und damit zur Verbreitung der Sporen beitragen. Oft tragen die Fäden des Capillitiums eine typische Ornamentierung in Form von Spiralen, Halbringen, Warzen, Stacheln, korallenartigen Auswüchsen, knotenartigen Verdickungen, körnigen Anlagerungen oder häutigen Erweiterungen, bei einigen Arten sind es blasenartige Aufblähungen. Die Eigenschaften des Capillitiums stellen ein wichtiges Bestimmungsmerkmal dar.

Als Pseudocapillitium werden röhrenartige, faserige, fädig aufgelöste, netzige oder perforierte Strukturen in Aethalien oder Pseudoaethalien bezeichnet, bei denen es sich um unvollständig ausgebildeten Peridien oder Peridienreste handelt. Bei den Gattungen *Fuligo* und *Mucilago* kommt sowohl ein Capillitium

REM III: Capillitium.
1: Trichia contorta (Elateren);
2: Arcyria globosa;
3,4: Lamproderma columbinum.

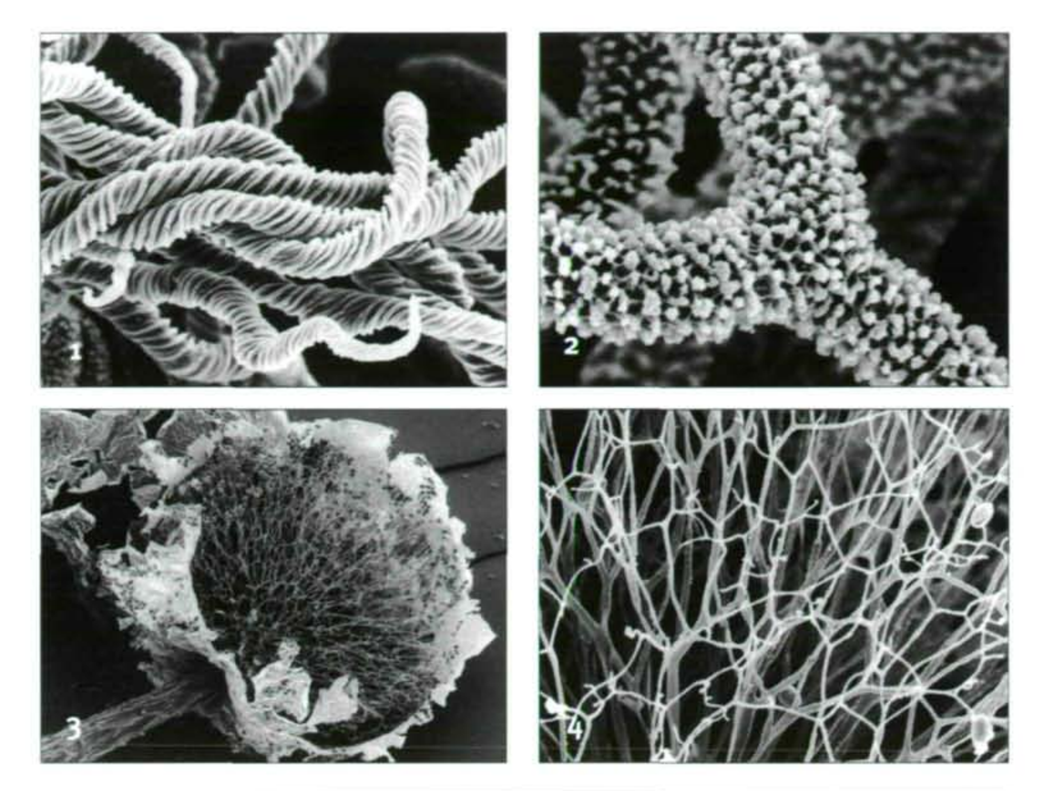


Fig. 49-50:
Erst unter dem Mikroskop zeigen sich die für die Bestimmung wichtigen Merkmale.
49: spiralig ornamentierte Capillitiumfäden von *Hemitrichia clavata*;
50: Oberflächennetz bei *Stemonitis fusca*, ein wichtiges Gattungsmerkmal.



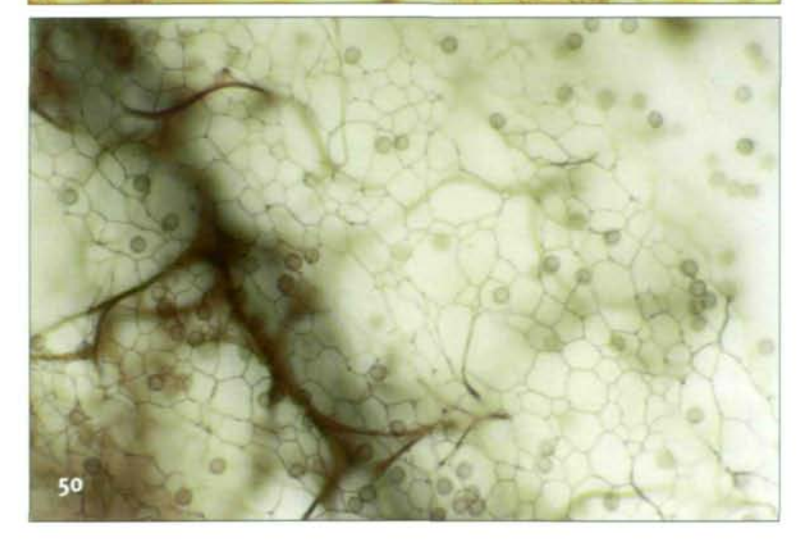










Fig. 51-54: **Standorte.**
51: Auf Totholz fruktifizieren vor allem Arten der Gattungen *Amaurochaete, Arcyria, Comatricha, Cribraria, Enteridium, Fuligo, Hemitrichia, Metatrichia, Lycogala, Stemonaria, Stemonitis, Stemonitopsis, Trichia* und *Tubifera*.
52: In der Laubstreu finden sich vor allem Arten der Gattungen *Craterium, Diachea, Diderma, Didymium* und *Physarum*.
53, 54: Höher gelegene Gebiete zur Zeit der Schneeschmelze (entsprechend der Höhe von April bis Juli) zeigen eine eigenständige, wenig bekannte Myxomyceten-Gesellschaft.

als auch ein Pseudocapillitium vor.

Da die Umweltbedingungen während des Reifeprozesses großen Einfluß auf die sich bildenden Fruktifikationen ausüben, sind nicht immer alle Merkmale typisch ausgeprägt. So kann bei kalkhaltigen Arten der Kalk nur reduziert auftreten oder überhaupt fehlen, Farben können stark variieren, Capillitien erscheinen in unterschiedlicher Dichte oder mit schwach bis überdeutlich ausgeprägter Skulptur.

Die Systematik der Myxomyceten ist aufgrund der problematischen Gepflogenheit, aufgrund einer einzelnen (oft sogar spärlichen) Typuskollektion eine neue Art aufzustellen, überfrachtet. Wie sich mehrfach zeigte und sicher auch für weitere Arten angenommen werden darf, basieren diese neu beschriebenen Sippen bisweilen auf untypisch ausgebildeten Fruktifikationsmerkmalen bekannter Arten.

3. Verbreitung und Phänologie

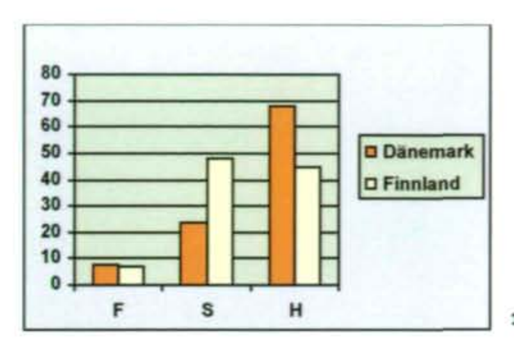
Substratangebot, Temperatur und Feuchtigkeit während des vegetativen Stadiums scheinen die wesentlichen Faktoren für die Existenz von Myxomyceten zu sein. Sofern die für eine Art typischen Umweltbedingungen vorliegen, kann mit deren Vorkommen gerechnet werden. Dabei sind vor allem mikroklimatische Verhältnisse, die ungeachtet der makroklimatischen Situation vorliegen können, ausschlaggebend.

Obwohl weite Gebiete des Globus nicht oder nur sporadisch im Hinblick auf Myxomyceten untersucht sind, kann für den Großteil der Arten eine weltweite Verbreitung angenommen werden. Nur wenige Myxomycetenarten scheinen nach gegenwärtigem Wissensstand in eingeschränkten geographischen Gebieten vorzukommen. Verfolgt man jedoch die Fundangaben in der Literatur der letzten zwei Jahrzehnte, so tauchen ständig neue Fundorte bislang in begrenzten Gebieten vorkommender Sippen auf, was die Annahme einer kosmopolitischen Verbreitung untermauert.

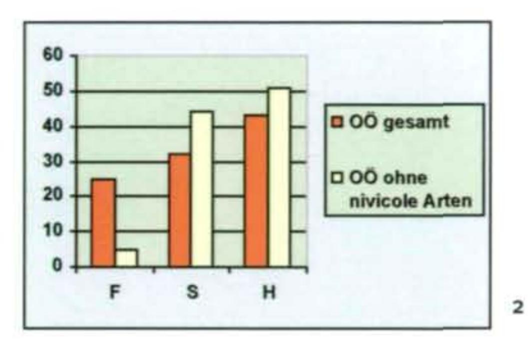
Die hier angeführten Angaben zur Phänologie beschränken sich auf die Verhältnisse der Gebiete gemäßigten Klimas in Mitteleuropa. Liegt keine geschlossene Schneedecke und fällt die Temperatur nicht unter den Gefrierpunkt, können Myxomyceten das ganze Jahr über angetroffen werden. Haupterscheinungszeiten sind jedoch die Periode der Schneeschmelze (nivicole Arten), die Sommermonate, soweit es genügend Niederschläge gibt und vor allem der Spätsommer und Herbst. Etliche Arten zeigen eine deutliche bis

obligate Präferenz für eine Jahreszeit.

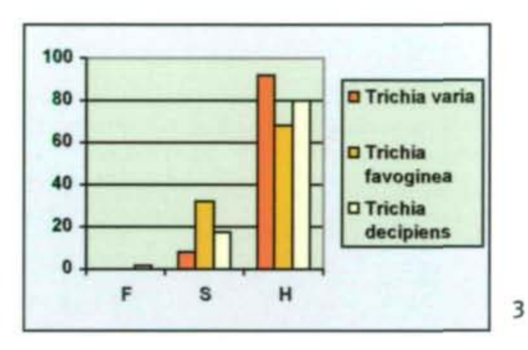
Angaben in der Literatur zur Phänologie beschränken sich in der Regel auf allgemeine Hinweise zur Haupterscheinungszeit. Bei BJÖRNEKÄR & KLINGE (1963) und bei HÄRKÖNEN (1974) wird das zeitliche Vorkommen der Myxomyceten für Dänemark bzw. Finnland anhand der bis dahin vorliegenden Funde dokumentiert (Diagramm 1). Als relativ aussagekräftig können die phänologischen Daten für Oberösterreich gelten, handelt es sich doch um die Ergebnisse einer intensiven Sammeltätigkeit über 25 Jahre unter Einbeziehung aller für dieses Gebiet relevanten Literaturangaben und Fundlisten. Für die 300 bis 1800 m über NN gelegenen Fundgebiete zeigt der langjährige Durchschnitt 1000 bis 1800 mm Niederschlag, eine mittlere Temperatur im Jänner von –2 bis –6 °C, im Juli von 15 bis 19 °C und eine geschlossene Schneedecke an 20 bis 150 Tagen. Das jahreszeitliche Vorkommen in Oberösterreich (Diagramm 2) wurde einmal unter Berücksichtigung nivicoler Arten, einmal unter Ausschluß dieser Artengruppe aufgezeigt. Die Phänologie einiger häufig anzutreffender Arten (Diagramm 3-12) zeigt, daß neben Arten mit flachem Erscheinungsprofil, etliche Myxomyceten deutlich bestimmte Zeiten bevorzugen. Bei den Diagrammen wurden die Monate Mai und April (Frühling), Juni, Juli und August (Sommer) sowie September, Oktober und November (Herbst) zusammengefaßt. Funde aus den Monaten Dezember, Jänner, Februar und März, die in geringer Anzahl ebenfalls vorliegen, resultieren aus bisweilen milden Wintern oder es handelt sich um sogenannte „Wintersteher", Myxomyceten die spät im Jahr fruktifizieren und an geschützten Stellen unbeschadet bis in den Frühling überdauern.



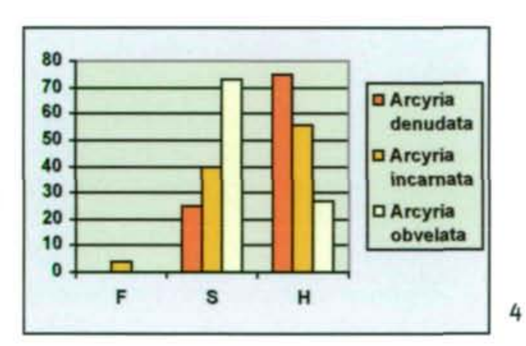
1



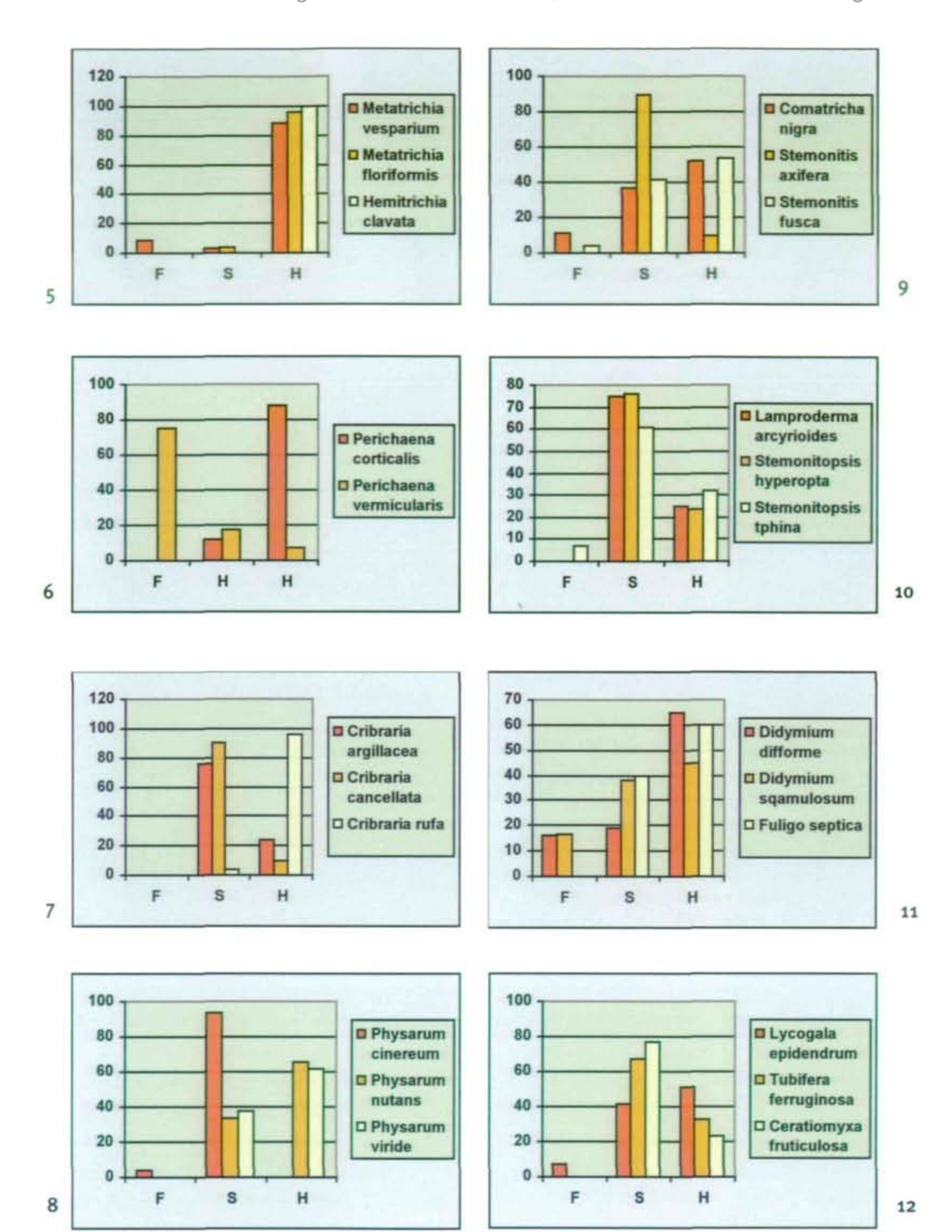
2



3



4


5
120
100
80
60
40
20
0
F
S
H
Metatrichia vesparium
Metatrichia floriformis
Hemitrichia clavata
9
100
80
60
40
20
0
F
S
H
Comatricha nigra
Stemonitis axifera
Stemonitis fusca
6
100
80
60
40
20
0
F
H
H
Perichaena corticalis
Perichaena vermicularis
10
80
70
60
50
40
30
20
10
0
F
S
H
Lamproderma arcyrioides
Stemonitopsis hyperopta
Stemonitopsis tphina
7
120
100
80
60
40
20
0
F
S
H
Cribraria argillacea
Cribraria cancellata
Cribraria rufa
11
70
60
50
40
30
20
10
0
F
S
H
Didymium difforme
Didymium sqamulosum
Fuligo septica
8
100
80
60
40
20
0
F
S
H
Physarum cinereum
Physarum nutans
Physarum viride
12
100
80
60
40
20
0
F
S
H
Lycogala epidendrum
Tubifera ferruginosa
Ceratiomyxa fruticulosa

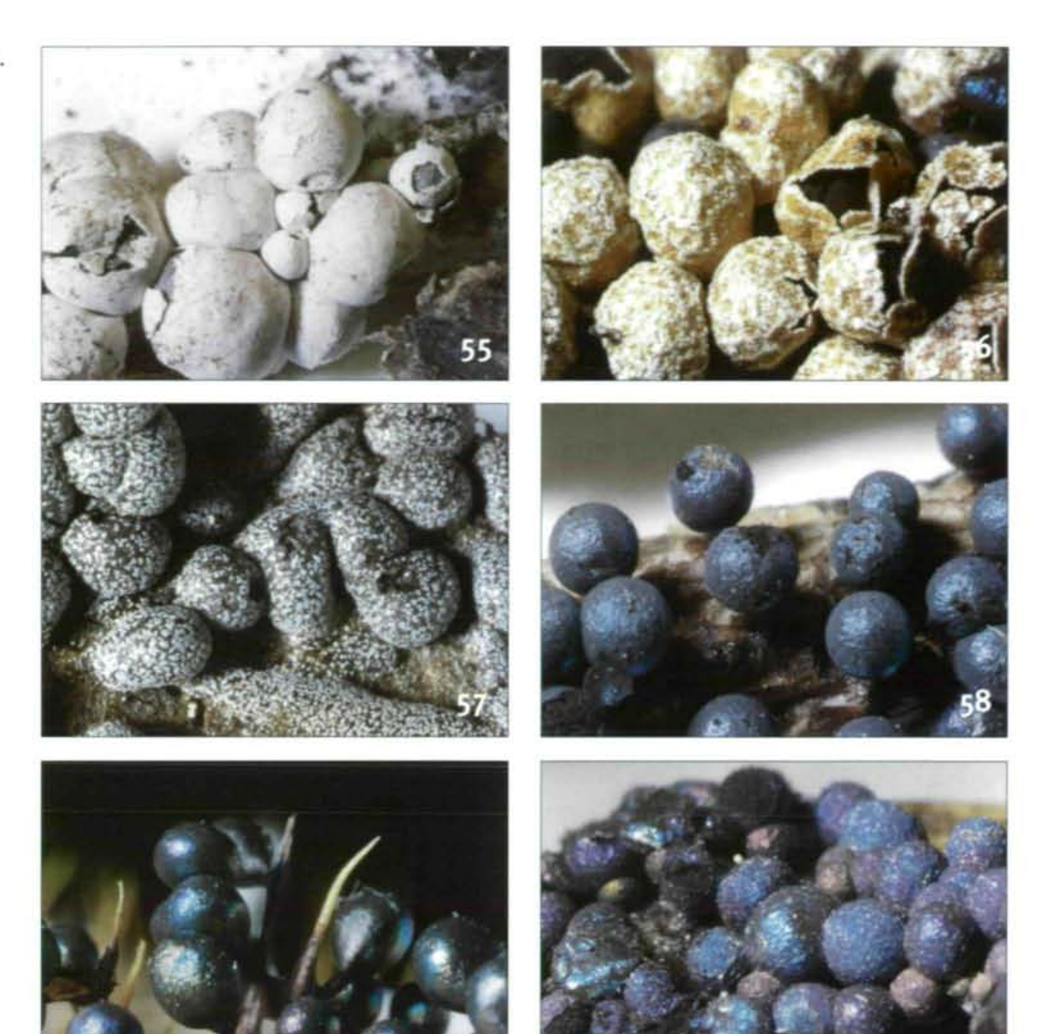


Fig. 55-60: Nivicole Myxomyceten.
55: *Diderma niveum*;
56: *Diderma nivale*;
57: *Lepidoderma carestianum*;
58: *Lamproderma sauteri*;
59: *L. ovoideum*;
60: *L. pulveratum.*

4. Lebensraum und Substrate

Das Auftreten von Myxomyceten setzt neben klimatischen Faktoren das Vorkommen organischer Stoffe voraus. Eine Suche wird sich also vor allem auf mehr oder weniger zersetztes Totholz von Laub- und Nadelbäumen (Baumstümpfe, liegende Stämme, Reisighaufen...), Rindenschrot, Laubstreu, Reste krautiger Pflanzen, Stroh- und Heuhaufen, Kompost und dergleichen konzentrieren. Viele Arten zeigen eine deutliche Vorliebe für bestimmte Substrate. So findet man z.B. Sippen der Gattungen *Amaurochaete*, *Arcyria*, *Comatricha*, *Cribraria*, *Enteridium*, *Fuligo*, *Hemitrichia*, *Metatrichia*, *Lycogala*, *Stemonaria*, *Stemonitis*, *Stemonitopsis*, *Trichia* und *Tubifera* vor allem auf Totholz. Arten der Gattungen *Craterium*, *Diachea*, *Diderma*, *Didymium* und *Physarum* werden eher auf Pflanzenresten und Laubstreu zu finden sein. Ein mehr oder weniger scharf begrenztes Artenspektrum erscheint auf Moosen an unterschiedlichen Standorten (Baumstämme, Mauern, Felsen, Moore) oder koprophil (auf Exkrementen von Pflanzenfressern).

Wenn auch etliche Arten ein weites Spektrum an Lebensraum bzw. Substrat akzeptieren, zeigt sich im Gegensatz zu früheren Annahmen bei vielen Sippen eine teilweise recht enge Bindung an ökologische Faktoren, die allerdings erst in Umrissen bekannt ist und weiterer Klärung bedarf. Dabei genügt es nicht den Fruktifikationsort anzuführen, ohne diesen im Zusammenhang mit dem ökologischen Umfeld zu sehen. Myxomyceten sind in der vegetativen Phase mobil und suchen zur Fruktifikationsbildung – gesteuert durch Änderung der Feuchtigkeits-, Licht- und Temperaturverhältnisse – oft exponierte Stellen auf. Der Ort der Fruktifikation ist somit eher zufällig. Nicht selten finden sich reife Myxomyceten auf

lebenden Pflanzen, auf Steinen und sogar auf Zivilisationsabfall. In Kultur fruktifizieren Myxomyceten auf den Wänden des Behälters oder auf dem Filterpapier. Es wäre daher notwendig, unter Beachtung des standörtlichen Umfeldes das vermutliche oder tatsächliche Lebensmilieu des Plasmodiums zu erfassen. KRIEGLSTEINER (1993) bringt einen beispielgebenden Versuch einer ökologischen Charakterisierung (beschränkt auf die Myxomyceten im Raum Regensburg).

Ein für Myxomyceten günstiger, abgegrenzter Standort, der durch längere Zeit störungsfrei beobachtet werden kann, bringt oft bemerkenswerte Ergebnisse, was die Artenvielfalt anbelangt. Als Beispiele dienen die Besiedelung a) eines entwurzelten *Picea*-Stumpfes in Riedau (1979-1986) und b) eines Brennholzstapels bei Nußbach (1981-1992):

a) *Arcyria cinerea*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Cribraria aurantiaca*, *C. cancellata*, *C. intricata*, *C. persoonii*, *C. tenella*, *C. violacea*, *C. vulgaris*, *Hemitrichia clavata*, *H. serpula*, *Licea minima*, *Metatrichia vesparium*, *Stemonitis fusca*, *Stemonitopsis hyperopta*, *S. typhina*, *Trichia favoginea*, *T. persimilis*, *T. scabra*, *T. varia*, *Tubifera ferruginosa*.

b) *Arcyria affinis*, *A. cinerea*, *A. denudata*, *A. ferruginea*, *A. incarnata*, *A. obvelata*, *Badhamia utricularis*, *Clastoderma debaryanum*, *Comatricha nigra*, *Cribraria argillacea*, *C. cancellata*, *C. intricata*, *C. montana*, *C. oregana*, *C. persoonii*, *C. piriformis*, *C. violacea*, *Dictydiaethalium plumbeum*, *Diderma umbilicatum*, *Didymium clavus*, *D. nigripes*, *Enerthenema papillatum*, *Fuligo septica*, *Hemitrichia serpula*, *Lycogala epidendrum*, *Metatrichia vesparium*, *Physarum leucophaeum*, *P. nutans*, *P. psittacinum*, *P. xanthinum*, *Stemonitis axifera*, *S. fusca*, *Trichia affinis*, *T. decipiens*, *T. favoginea*, *T. persimilis*, *T. varia*.

Besondere ökologische Ansprüche zeigen Myxomyceten auf Borke lebender Bäume in Kultur (in feuchter Kammer) oder im nivicolen Umfeld (d.h. im Zusammenhang mit abschmelzendem Schnee in höheren Lagen). Auf diese beiden Gruppen wird im Folgenden näher eingegangen.

4.1. Myxomyceten auf Borke lebender Bäume in feuchter Kammer

GILBERT & MARTIN (1933) entdeckten auf der Borke lebender Bäume in Feuchtkammer-Kulturen, die ursprünglich zum Studium von Algen angelegt wurden, zufällig etliche Fruktifikationen von Myxomyceten. Seither brachte diese Methode weltweit eine bedeutende Erweiterung des Artenspektrums, die noch längst nicht abgeschlossen ist. Neben wenigen Arten mit weitgefächerten ökologischen Ansprüchen, handelt es sich um meist winzige Arten (vor allem aus den Gattungen *Echinostelium*, *Licea*, *Comatricha*, *Macbrideola* und *Paradiacheopsis*), die ausschließlich Borke besiedeln und die im Freiland nur zufällig, z. B. wenn sie sich auf dem Substrat zusammen mit auffälligeren Arten unter der Lupe oder dem Stereo-Mikroskop zeigen, zu finden sind.

Die Kulturen sind einfach anzulegen. Der Boden von Kunststoffbehältern bzw. Petrischalen wird mit einigen Lagen Filterpapier belegt. Darauf kommt das Substrat: Borkenstücke lebender Bäume. Borke mit rissiger Struktur oder mit Moos- bzw. Flechtenbewuchs bringt meist bessere Ergebnisse, vielleicht weil sich in diesem Fall die in der Luft schwebenden Sporen leichter absetzen konnten. Unter Zugabe von Wasser wird das Substrat soweit durchfeuchtet, daß sich an der Oberfläche ein Wasserfilm bildet. Überschüssiges Wasser wird abgesaugt. Nicht luftdicht abgeschlossen, einem natürlichen Lichtwechsel ausgesetzt und bei mäßiger Temperatur (Wärme begünstigt das Wachstum von „Schimmelpilzen") erscheinen oft schon nach 24 Stunden (in diesen Fällen darf eine Entwicklung aus einem Sklerotium angenommen werden) und über mehrere Wochen reife Fruktifikationen. Eine tägliche Kontrolle unter dem Stereo-Mikroskop informiert über den Entwicklungs- und Artenstand. Borkenstücke mit ausgereiften Fruktifikationen werden entnommen und getrocknet. Da sich meist mehrere Arten auf den Borkenstücken entwickeln, fällt die Entscheidung oft schwer, welcher Art die Aufmerksamkeit gelten soll, da „Schimmelpilze" und Insekten problematisch werden können. Es ist daher günstig, von jedem Baum viele Kulturen anzulegen.

Gute Ergebnisse erhält man auch mit Totholzstücken, abgestorbene Pflanzenteilen oder Bodenstreu in Feuchtkammer-Kultur. Diese Methode bringt in kurzer Zeit, als Ergänzung zu Freilandfunden, einen vollständigeren Eindruck vom Artenspektrum eines Gebietes.

Kulturen in feuchter Kammer geben aber auch die Möglichkeit, die Entwicklung – sei es gewöhnlicher, aber auch wenig bekannter Ar-

ten – vom Plasmodienstadium bis zur reifen Fruktifikation zu verfolgen. Sie können zudem unabhängig von der Jahreszeit angelegt werden.

4.2. Nivicole Myxomyceten

Ab Ende März bzw. Anfang April, mit einem von der Höhenlage abhängigen Maximum im Mai oder in der ersten Junihälfte, nicht selten aber bis Anfang Juli (diese Zeitangaben gelten für Österreich, Deutschland, für die Schweiz und das Alpengebiet Frankreichs) erscheinen am Rand abschmelzender Schneefelder und -flecken Fruktifikationen nivicoler Myxomyceten, nicht selten in unvorstellbarer Zahl. Bleiben reife Fruktifikationen längere Zeit von der Zerstörung durch heftige Regenfälle verschont, findet man sie auch in großer Entfernung vom Schneerand, der sich in der Zwischenzeit zurückgezogen hat. Es handelt sich um etwa 60 ausschließlich nivicol vorkommende Arten, vorwiegend aus den Gattungen *Lamproderma*, *Diderma* und *Lepidoderma*, und etwa 20 Arten, die in diesem ökologischen Umfeld nur gelegentlich erscheinen, primär jedoch andere Umweltbedingungen bevorzugen.

Grundlegende Voraussetzung für das Vorkommen nivicoler Myxomyceten scheint eine dauerhafte Schneelage über zumindest etwa drei Monate zu sein. Im nördlichen Europa wird dieser Anspruch auch in tiefen Lagen erfüllt. In Mitteleuropa jedoch beschränkt sich die Verbreitung auf alpine Verhältnisse und höhere Lagen der Mittelgebirge. Nachweise ausschließlich nivicol vorkommender Arten stammen hier aus Höhen von etwa (500)600 m bis 2750 m über NN. POELT (1965) berichtet von einem Fund aus Nepal in 4700 m. TAMAYAMA & HARIO (1997) geben die Höhenlage von etwa 900 nivicoler Aufsammlungen (28 Arten) aus dem Nordost-Distrikt Japans mit 350 m bis 1780 m an, wobei der größte Teil unter 1000 m anzutreffen war, sieben Arten erschienen auch im Bereich von 350 m bis 500 m.

Als weitere Faktoren können die wechselnden Einflüsse sogenannter Streßfaktoren (Frost – Wärme, Trockenheit – Nässe), ein hoher Feuchtigkeitsgrad während des Plasmodium-Stadiums und verhältnismäßig tiefe Temperaturen während der Sporenkeimung und/oder Fruktifikationsbildung angenommen werden. SCHINNER (1982) stellte im Laborversuch auf Agar-Medium fest, daß bei *Lamproderma* cf. *carestiae* eine Fruktifikationsbildung nur bei anhaltend niedrigen Temperaturen (4 °C) erfolgt.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß sich die Fruktifikationen bereits unter dem Schnee vollständig ausbilden können. Im April 1996 konnten BAUMANN und NOWOTNY bei einer Exkursion in Gosau (Straße zum Gosausee, Oberösterreich, 700 bis 900 m über NN) dies in geradezu verblüffender Art und Weise beobachten. Während am und unmittelbar unter dem Schmelzrand eines Schneeflecks oft ausgereifte Fruktifikationen zu finden sind, konnten hier auch niedergedrückte Zweige von *Salix* (Weide), *Sorbus* (Eberesche) u.a., bis 1 m weit und bis 10 cm tief von körnigem, kompakten Schnee eingeschlossen, freigelegt werden, die bereits dicht von vollständig ausgebildeten Sporocarpien (*Lamproderma ovoideum* agg., *L. sauteri*) besetzt waren. Diese waren zwar feucht und dadurch dunkel, aber schon nach wenigen Minuten an der Luft zeigte sich die glänzende, irisierende Peridie. So ist es auch nicht verwunderlich, daß ein Großteil der zahlreichen Kollektionen dieser Exkursion von Sträuchern in einer Höhe von 0,5 bis 2 m, in Ausnahmefällen auch bis 3 m stammte, da diese Zweige ursprünglich vom Schnee zu Boden gedrückt waren. Vergleichbares findet sich oft auch auf *Rubus*-Ranken (Himbeere, Brombeere) und *Vaccinum*- (Heidelbeere) oder *Rhododendron*-Büschen (Alpenrose). Abgestorbene Pflanzenteile oder neu ausgetriebene Stengel und Blätter, Totholz (vor allem von *Pinus mugo* [Latsche]), aber auch nackter Fels sind weitere Unterlagen nivicoler Myxomyceten-Arten.

Obwohl bei LISTER (1894) etliche, ausschließlich nivicol erscheinende Arten angeführt werden, fehlt jeglicher Hinweis auf deren besondere ökologische Ansprüche. Erst bei LISTER (1925) finden sich Anmerkungen wie „near melting snow in alpine regions“. Dies, nachdem MEYLAN seit 1908 (bis 1937) 22 Arbeiten veröffentlicht hatte, in denen er als erster konkret auf nivicole Myxomyceten ein-

ging. Etwa 20 nivicol erscheinende Taxa gehen auf ihn zurück, wurden aber zum Teil lange Zeit hindurch ignoriert, angezweifelt oder als Synonym einer bestehenden Sippe zugeordnet (z. B. MARTIN & ALEXOPOULOS 1969). KOWALSKI (1975) vermutet zwei Gründe: zum einen unterblieb eine Untersuchung der Aufsammlungen MEYLAN's (dessen knappe Beschreibungen es in der Tat erschweren, sich ein Bild einer Art zu machen), andererseits wurde diesem ökologischen Umfeld (nivicol-alpin) kaum Aufmerksamkeit geschenkt. KOWALSKI (a.a.O.) bestätigte einen großen Teil der nivicolen Taxa von MEYLAN. Er konnte in den USA (Kalifornien) etwa 10 neue nivicole Arten entdecken und beschreiben, die inzwischen auch im Alpengebiet nachgewiesen wurden.

Den umfangreichen, teils noch nicht veröffentlichten Arbeiten von M. MEYER (Savoyen, Frankreich) ist es zu verdanken, daß heute den nivicolen Myxomyceten in vielen europäischen Ländern gezielte Aufmerksamkeit gilt.





Fig. 61-62: Pilze schmarotzen auf Myxomyceten.
61: *Nectriopsis violacea* kommt nur auf *Fuligo septica* vor; die violette Färbung stammt vom Parasiten;
62: *Polycephalomyces tomentosus* befällt ausschließlich Arten der Familie *Trichiaceae*.

5. Beziehung zu anderen Lebewesen

Die Bedeutung der Myxomyceten im Naturkreislauf ist weitgehend ungeklärt. Als Saprophyten, Parasiten, aber auch als Nahrungslieferanten tragen sie wahrscheinlich zur Aufrechterhaltung einer ausgewogenen Organismengesellschaft im Bereich verfaulenden Holzes, der Streu und des Oberbodens bei.

Bakterien galten lange einzig als Nahrung aktiver Plasmodien. Es hat sich jedoch gezeigt, daß zahlreiche Myxomyceten in ihrem Stoffwechsel von symbiotischen Bakterien anhängig sind. SCHINNER et al. (1990) stellten fest, daß Cellulose nur von Myxomyceten verwertet werden kann, die mit Bakterien assoziert sind. Nahezu alle diese Bakterien konnten als effiziente Cellulase-, Xylanase- und Pectinase-Bildner identifiziert werden. Nach MUBARAK ALI & KALYANASUNDARAM (1991) weisen die Plasmodien verschiedener Myxomycetensippen auch unterschiedliche Spektren assoziierter Bakterien auf.

Einige Myxomyceten parasitieren im Plasmodienstadium auf Fruchtkörpern höherer Pilze. Dies zeigt sich besonders eindrucksvoll bei *Badhamia utricularis*, deren Plasmodium auch größere *Agaricales*-Fruchtkörper verdaut.

Das Auftreten von Myxomycetenfruktifikationen auf lebenden Pflanzen darf nicht als Parasitismus fehlgedeutet werden. Bei dichter Besiedelung kommt es bisweilen jedoch zu Beeinträchtigungen im Wachstum, in Ausnahmefällen auch zum Absterben der Pflanze oder ihrer Teile.

Myxomycetenfruktifikationen sind wiederum Nahrung für eine Reihe von wirbellosen Tieren (Käfer, Fliegen, Milben, Springschwänze...) und Pilzen (vor allem Ascomyceten und Deuteromyceten).

Myxomyceten – Mensch: Die besondere Rolle der Myxomyceten in der Mikrobiologie, Biotechnologie und der medizinischen Grundlagenforschung ergab sich erst in den letzten Jahren. Der Nachweis von verschiedensten Enzymen, Wachstumsstoffen und antibiotischen Substanzen in Plasmodien macht die Myxomyceten für die chemische Industrie interessant.

Da Plasmodien zur Fruktifikation auch auf Stengel und Blätter lebender Pflanzen kriechen, kommt es gelegentlich vor, daß Kulturen

beeinträchtigt werden. GENTER (Notiz im Staatsherbar München) berichtet von einem Salatbeet, dessen Pflanzen dicht von *Didymium anellus* besetzt waren. GESSNER (1981) schildert den Bewuchs einer Erdbeerkultur mit *Diachea leucopodia*. Aus Oberösterreich (Grünburg) wurde 1992 der Fall eines von *Physarum gyrosum* besiedelten Salatbeetes bekannt. 1993 erschien in Salzburg *P. didermoides* großflächig auf einem Mistbeet. MARTIN & ALEXOPOULOS (1969) erwähnen das Absterben von Gräsern, krautigen Pflanzen und jungen Trieben von Azaleen aufgrund dichter und ausgedehnter Besiedelung mit *P. cinereum*. HORIE et al. (1994) berichten von Schäden an lebenden Pflanzen im Stadtgebiet von Tokyo durch Bewuchs von *P. gyrosum* und *Diderma effusum*. So eindrucksvoll diese Erscheinungen auch sein mögen, von einem nennenswerten wirtschaftlichen Schaden kann in keinem Fall gesprochen werden.

Wohl kaum jemand käme auf die Idee, bei Myxomyceten über deren Eßbarkeit nachzudenken. VILLARREAL (1983) berichtet jedoch, daß die indianische Urbevölkerung in Vera Cruz/Mexiko reifende Plasmodien von *Fuligo septica* und *Enteridium lycoperdon* gebraten verzehrt, bezeichnet als „caca de luna".

Die außergewöhnlichen Farben und Formen aber auch die faszinierenden mikroskopischen Strukturen der Myxomyceten haben, über das wissenschaftliche Interesse hinaus, immer wieder Künstler inspiriert.

Das fehlende Wissen um die Myxomyceten ergibt bisweilen kuriose Folgen. In beiden hier angeführten Fällen spielt das Plasmodium von *Fuligo septica* mit seiner giftig-gelben Färbung und seiner bisweilen beachtlichen Größe die Hauptrolle. Im Frühling 1973 kam es in den USA (Dallas/Texas) zu einem Massenvorkommen. Die Plasmodien krochen in den Gärten und erklommen sogar Telefonmasten. Befürchtungen traten auf, es könne sich um Eindringlinge aus dem Weltraum handeln. Es kam zu panischen Reaktionen der Bevölkerung, die nicht nur in der Lokalpresse sondern auch in der „News-week" für Schlagzeilen sorgten. In Gomaringen (Baden Württemberg) wurden 1994 die Wege im Gelände eines Kindergarten mit Rindenmulch angelegt. Wieder erschienen die Plasmodien massenhaft. Ratlos und in Furcht, die Erscheinung sei gesundheitsschädlich, wurde die Auffüllung wieder abgetragen und auf der Sondermülldeponie gelagert, nicht ohne auf die Gefährlichkeit hinzuweisen.

6. Nomenklatur

Bei den Schleimpilzen (Myxomyceten) ist es unumgänglich, mit den wissenschaftlichen Namen zu arbeiten. Die Unbekanntheit dieser Organismengruppe, ihr oft unauffälliges Erscheinungsbild, der Wegfall positiver (Speisepilz) oder negativer (Giftpilz) Eigenschaften und die erst in den letzten Jahrzehnten sprunghaft angestiegene Artenkenntnis könnten Ursache dafür sein, daß sich kaum deutsche Namen für die Arten gebildet haben. „Gelbe Lohblüte" für *Fuligo septica*, „Blutmilchpilz", „Wolfsblut" bzw. „Wolfsmilch" für *Lycogala epidendrum* und vielleicht noch „Löwenfrüchtchen" für *Leocarpus fragilis* und „Wespennest" für *Metatrichia vesparium* scheinen die wenigen deutschen Bezeichnungen zu sein, die



Fig. 63: Das fehlende Wissen um *Fuligo septica* – hier während der Reife – ist verantwortlich für manchen kuriosen Vorfall.

mehr oder weniger gebräuchlich sind. Nur die beiden erstgenannten dürften echte Volksnamen sein. Erscheint heute *Fuligo septica* häufig auf Rindengranulat, war sie in früheren Zeiten stets in den Lohegruben der Gerber anzutreffen. Bei *Lycogala epidendrum* dokumentiert der Name „Blutmilchpilz" sehr anschaulich das frühe Stadium der Fruktifikationsbildung. Die restlichen Namen sind lediglich Übersetzungen des wissenschaftlichen Namens und finden sich nur gelegentlich in der entsprechenden Literatur. Beim „Löwenfrüchtchen" handelt es sich zudem um einen Übersetzungsfehler; eigentlich müßte es „Glattfrüchtchen" heißen (*leios*, gr. glatt; *karpós*, gr. Frucht).

Etliche Gattungsnamen, wie sie bei MICHAEL-HENNING (1971) vorgeschlagen werden, fanden in der Folge kaum Berücksichtigung:

Blasenstäublinge – *Physarum*
Fellstäublinge – *Didymium*
Fadenstäublinge – *Stemonitis*
Haarstäublinge – *Trichia*
Kelchstäublinge – *Arcyria*
Becherstäublinge – *Craterium*
Gitter-, Netzstäublinge – *Cribraria*
Deckelstäublinge – *Perichaena*

7. Glossar

Aethalien: große, kugel- bis polsterförmige, von einem brüchigen bis derben Cortex umhüllte Fruktifikationen der Myxomyceten, zusammengesetzt aus verschmolzenen Sporocarpien, Peridie der rudimentären Einzelfruktifikationen reduziert zum Pseudocapillitium.

Aphanoplasmodium: unauffälliges, fein vernetztes, lange Zeit innerhalb des Substrates wanderndes Plasmodium (bezeichnend für die Stemonitales), das erst zur Fruktifikationsbildung an die Oberfläche tritt; zahlreiche Fruktifikationen bildend.

Apogamie: Fortpflanzung ohne geschlechtlich differenzierte Zellen.

Ascomyceten: Schlauchpilze (Sporenbildung innerhalb schlauchartiger Zellen).

Capillitium: Fäden- bzw. Röhrensystem im Inneren der Myxogasterocarpien; einfach, verzweigt oder vernetzt; freiliegend oder mit Columella und/oder Peridie verwachsen; glatt oder mit typischer Skulptur.

Columella: eine in die Sporocarpie reichende, faden-, säulen-, keulen-, kugel-, halbkugel- oder polsterförmige Struktur, von der in der Regel das Capillitium ausgeht; oft eine Fortsetzung des Stieles.

Cortex: äußere Hülle der Aethalien, entstanden aus kollabierten Sporocarpien.

Deuteromyceten: „Fungi imperfecti"; Pilzklasse ohne sexuelle Verschmelzungsphase; mit vegetativer Fortpflanzung durch Zellsprossung.

diploid: Kernphase mit doppeltem Chromosomensatz.

Enzyme: Fermente (Biokatalysatoren), die den Stoffwechsel in Organismen anregen bzw. steuern.

epihypothallisch: Fruktifikationsentwicklung der Unterklasse Stemonitomycetidae; Stiele und Columella entspringen dem Hypothallus, die Peridie bildet sich sekundär.

Eukaryoten: Organismen mit echtem Zellkern.

Geotropismus: Reaktion auf Schwerkraftreize, z. B. bei der Ausrichtung des Stieles.

haploid: Kernphase mit einfachem Chromosomensatz.

Heterothallie: Fortpflanzung durch Verschmelzung verschiedengeschlechtlicher Zellen.

heterotroph: ernährungsbezogen von anderen Lebewesen abhängig (durch Fehlen photosynthetischer Farbstoffe wie z. B. Chlorophyll).

Hyphen: fadenartige, durch Septen in Zellen unterteilte vegetative Organe der Pilze, aus denen Myzel und Fruchtkörper aufgebaut sind.

Hypothallus: zarte bis derbe, unterschiedlich strukturierte Haut, mit der die Fruktifikationen der Myxomyceten dem Untergrund anhaften.

koprophil: auf Exkrementen bzw. auf gedüngten Böden wachsend.

kosmopolitisch: weltweit vorkommend.

Lipide: fett- bzw. ölartige, biochemische Reservestoffe.

Makroklima: vorherrschende klimatische Bedingungen in einem größeren geographischen Raum (z. B. Hochlagen des Böhmerwaldes, oberösterreichisches Donautal...).

Mikroklima: Klimaverhältnisse innerhalb eines stark begrenzten Raumes (z. B. in einem Laubhaufen, unterhalb sich ablösender Borke...), unabhängig von großräumigen Klimafaktoren.

Mikrozysten: Ruhestadien von Myxamöben und Myxoflagellaten.

Myxamöben: den Sporen entweichende, unbegeißelte, sich amöboid fortbewegende, haploide Zellen der Myxomyceten.

Myxoflagellaten: den Sporen entweichende, begeißelte, sich freibewegende, haploide Zellen der Myxomyceten.

Myxogasterocarpien: Überbegriff für Fruktifikationen der Myxomyceten mit endogener (innerer) Sporenbildung (Unterklassen Myxogastromycetidae und Stemonitomycetidae).

nivicol: im Zusammenhang mit schmelzendem Schnee.

Osmose: Stoffaustausch zwischen zwei unterschiedlich konzentrierten Lösungen, die durch eine semipermeable (halbdurchlässige) Membrane (z. B. Zellwand) getrennt sind.

osmothrophisch: sich von gelösten Stoffen ernährend.

Peridie: äußere Hülle der Sporocarpien und Plasmodiocarpien.

Phänologie: Wissenschaft vom jahreszeitlich bedingten Erscheinen bzw. Vorkommen von Organismen.

Phaneroplasmodium: auffallendes, oft ein ausgedehntes Netz bildendes, intensiv pigmentiertes, über das Substrat wanderndes Plasmodium (v.a. der Physarales), mit granuliertem Plasma, gelatinösen Hüllschicht und schneller Plasmaströmung, zahlreiche Fruktifikationen bildend.

Plasmodium: zellwandloses, vielkerniges, nicht zellig gegliedertes vegetatives Stadium der Myxomyceten mit synchroner Kernteilung.

Plasmodiocarpien: sitzende, längliche, gewundene, ringförmige, fladenartige oder mehr oder weniger netzige Fruktifikationen der Myxomyceten ohne festgelegte Form und Größe.

polykaryotisch: mit mehreren Zellkernen.

Polysaccharide: nichtzuckerartige Kohlenhydrate (z. B. Stärke, Zellulose), die aus einer größeren Zahl von Monosaccharid-Molekülen bestehen („Vielfachzucker").

Proteine: aus Aminosäuren aufgebaute Eiweißstoffe; Grundbausteine aller lebenden Substanz.

Protoplasmodium: ortsfestes, winziges, tropfenartiges, wenig pigmentiertes Plasmodium (bei den Echinosteliales und Liceales) mit schwacher Plasmaströmung; nur eine einzelne Fruktifikation bildend.

Protoplast: Plasmakörper einer Zelle.

Pseudoaethalien: dichte Ansammlung von Sporocarpien, die ein Aethalium vortäuschen, Peridie der Einzelindividuen zumindest anfangs intakt.

Pseudocapillitium: häutige, faserige oder röhrenartige Elemente im Inneren von Aethalien (rudimentäre Peridie der vereinigten Einzelfruktifikationen).

Pseudocolumella: zentrale oder basale Anhäufung von Kalkknoten.

Pseudopodie: Scheinfüßchen der Amöben.

Saprophyten: Organismen, die von toter organischer Substanz leben (Fäulnisbewohner).

Sklerotien: Ruhestadien der Plasmodien.

Sporocarp, Sporocarpien: gestielte oder sitzende Einzelfruktifikationen der Myxomyceten von arttypischer Form und Größe.

Sporocarpie (nur Singular): sporenenthaltender Teil der Sporocarpien.

Sporophore: Fruktifikationen der Unterklasse Ceratiomyxmycetidae mit exogener (äußerer) Sporenbildung.

subhypothallisch: Fruktifikationsentwicklung der Unterklasse Myxogastromycetidae; Hypothallus, Stielwand und Peridie sind morphologisch gleichartig.

Substrat: Nährboden oder Unterlage auf der Organismen leben bzw. fruktifizieren.

Synonym: nomenklatorisch ungültiger, weiterer Name für ein Taxon.

Taxonomie: Systemkunde, Versuch, Lebewesen zur Unterscheidung bzw. Klassifizierung in ein natürliches System einzuordnen.

vegetatives Stadium: Wachstumsphase (im Gegensatz zur reproduktiven Phase = Fortpflanzungsphase).

Zygote: diploide Verschmelzungszelle.

8. System der Myxomyceten

Unterklasse	Ordnung	Familie	Gattung
Ceratiomyomycetidae	Ceratiomyxales	Ceratiomyxaceae	*Ceratiomyxa*
Myxogastromycetidae	Echinosteliales	Clastodermataceae	*Barbeyella*
			Clastoderma
		Echinosteliaceae	*Echinostelium*
	Liceales	Cribrariaceae	*Cribraria*
			Lindbladia
		Dictydiaethaliaceae	*Dictydiaethalium*
		Enteridiaceae	*Enteridium*
			Lycogala
			Tubifera
		Liceaceae	*Licea*
			Kelleromyces
		Listerellaceae	*Listerella*
		Minakatellaceae	*Minakatella*
	Trichiales	Arcyriaceae	*Arcyodes*
			Arcyria
			Arcyriatella
			Metatrichia
			Perichaena
			Prototrichia
		Dianemataceae	*Calomyxa*
			Dianema
		Trichiaceae	*Calonema*
			Cornuvia
			Hemitrichia
			Oligonema
			Trichia
	Physarales	Didymiaceae	*Diachea*
			Diderma
			Didymium
			Lepidoderma
			Mucilago
			Physarina
			Trabrooksia
		Elaeomyxaceae	*Elaeomyxa*
		Physaraceae	*Badhamia*
			Craterium
			Erionema
			Fuligo
			Leocarpus
			Physarella
			Physarum
			Protophysarum
			Willkommlangea
Stemonitomycetidae	Stemonitales	Schenellaceae	*Schenella*
		Stemonitidaceae	*Amaurochaete*
			Brefeldia
			Colloderma
			Comatricha
			Diacheopsis
			Enerthenema
			Lamproderma
			Leptoderma
			Macbrideola
			Paradiachea
			Paradiacheopsis
			Stemonaria
			Stemonitis
			Stemonitopsis
			Symphytocarpus

9. Literatur

ALEXOPOLOUS C.J. (1960): Gross morphologie of the plasmodium and its significance in the relationships among the myxomycetes. — Mycologia **52**: 1-20.

ALEXOPOLOUS C.J. & MIMS C.W. (1979): Introductory mycology. 3rd ed. — New York.

BARY A. DE (1864): Die Mycetozoa (Schleimpilze). Ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Organismen. 2. Aufl. — Leipzig.

BARY A. DE (1866): Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. — In: HOFMEISTER W. (Hrsg.): Handbuch der Physiologischen Botanik Bd. 2., Leipzig.

BJØRNEKAER K. & KLINGE A.B. (1963): Die dänischen Schleimpilze. — Friesia **7**: 149-280.

BLACKWELL M.M., LAMAM T.G. & GILBERTSON R. (1982): Spore dispersal in *Fuligo septica* (myxomycetes) by cathridiid beetls. — Mycotaxon **14**: 58-60.

CIENKOWSKI L. (1863): Das Plasmodium. — Jahrb. Wiss. Bot. **3**: 400-441, Tafel 17-21.

CLARK J. & HAKIM R. (1980): Nuclear siering of *Didymium iridis* plasmodia. — Exper. Mycol. **4**: 17-22.

COHEN A.L. (1959): An electron microscope study of flagellation in myxomycete swarm cells. — IX. Int. Bot. Congress **2**: 77.

ELIASSON U. & LUNDQUIST N. (1979): Fimicolous myxomycetes. — Bot. Not. **132**: 551-568.

ELLIOT E.W. (1949): The swarm cells of myxomycetes. — Mycologia **41**: 141-170.

ERBISCH F.H. (1964): Myxomycete spore longivity. — Mich. Botanist **3**: 120-121.

FRIES E.M. (1829): Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitas. Vol. III et ultimum, pars 1: 67-199. — Greifswald.

GESSNER E. (1981): Auftreten von saprophytischen Schleimpilzen auf Kulturpflanzen. — Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutz. **33**: 83-85.

GILBERT H.C. & MARTIN G.W. (1933): Myxomyceten found of the bark of living trees. — Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. **15**: 3-8.

GREGORY P.H. (1966): The fungus spore: what it is and what it does. — In: MADELIN M.F.: The fungus spore. London: 1-14.

GROSS G. & SCHMITT J.A. (1974): Beziehungen zwischen Sporenvolumen und Kernzahl bei einigen Höheren Pilzen. — Zeitschr. F. Pilzk. **40**: 163-214.

HÄRKÖNEN M. (1974): Über die finnischen Schleimpilze. — Karstenia **14**: 54-81.

HAGELSTEIN R. (1944): The Mycetozoa of North Amerika. — New York.

HECHLER J. (1980): Die Myxoflagellaten von *Brefeldia maxima* (FR.) ROST. und ihre Nahrungsaufnahme mit Hilfe von Geißelbewegungen. — Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg **17**: 49-55.

HENNEY H.R. & CHU P. (1977): Chemical analyses of cell wall from microcysts and microsclerotia of *Physarum flavicomum*; comparison to slimecoat from microplasmodia. — Exper. Mycol. **1**: 83-91.

HORIE H., HAGIWARA H., YAMAMOTO Y. & HIRANO T. (1994): Damage of jew's mallow, *Corchorus oltorius*, and leather leaf fern, *Rumohra adiantiformis*, caused by slime moulds. — Proc. Kanto-Tosan Plant Protection Soc. **41**: 127-128.

ING B. (1999): The myxomycetes of Britain and Ireland. An identification handbook. — Slough.

KAJAN E. (1988): Pilzkundliches Lexikon. — Schwäbisch Gmünd.

KELLER H.W. & SMITH D.M. (1978): Dissemination of myxomycete spores through the feeding activities of an acarid mite. — Mycologia **70**: 1239-1246.

KERR N.S. (1960): Flagella formation by myxamoebae of the true slime mould *Didymium nigripes*. — J. Protozool. **7**: 103-108.

KOWALSKI D.T. (1975): The myxomycete taxa described by Charles MEYLAN. — Mycologia **67**:448-494.

KRIEGLSTEINER L. (1993): Verbreitung, Ökologie und Systematik der Myxomyceten im Raum Regensburg (einschließlich der Hochlagen des Bayerischen Waldes). — Libri Botanici **11**, Eching.

LINK J.H.F. (1833): Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. 3. Ordo Fungi, Subordo 6. Myxomycetes. — Berlin: 405-422, 432-433.

LINNAEUS C. (1959): Species plantarum. A facsimile of the first edition 1753. Volume II. — London.

LISTER A. (1894): A monograph of the Mycetozoa. — London.

LISTER A. (1925): A monograph of the Mycetozoa, 3rd ed., revised by G. LISTER. — London.

LOQUIN M. (1949): Récherches sur les simblospores de myxomycètes. — Bull. Soc. Linn. Lyon **18**: 43-46.

MARTIN G.W. (1932): New species of slime moulds. — Jour. Wash. Acad. **22**: 88-92.

MARTIN G.W. (1960): The systematic position of the myxomycetes. — Mycologia **52**: 119-129.

MARTIN G.W. & ALEXOPOULOS C.J. (1969): The myxomycetes. — Iowa City.

MICHAEL E. & HENNING B. (1971): Handbuch für Pilzfreunde, 2. Band. — Jena.

MUBARAK ALI N. & KALYANASUNDARAM I. (1991): Amylase as an extracellular enzyme from plasmodia of myxomycetes. — Mycol. Res. **95**: 885-886.

NEUBERT H., NOWOTNY W. & BAUMANN K. (1993, 1995): Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs, Band 1 und Band 2. — Gomaringen.

OLIVE L.S. (1970): The Mycetozoa. A revised classification. — Bot. Rev. **36**: 59-87.

OLIVE L.S. & STOIANOVITCH C. (1966): A simple new mycetozoan genus intermediate between *Cavostelium* and *Protostelium*; a new order of Mycetozoa. — J. Protozool. **13**: 164-171.

OLIVE L.S. (1975): The mycetozoans. — Academic Press, New York.

POELT J. (1956): Schleimpilze aus Südbayern und Tirol. —

Ber. Bayer. Bot. Ges. **31**: 69-75.

POELT J. (1965): Myxomyceten aus Nepal. — Ergebn. Forsch.-Untern. Nepal, Himalaya: 59-70.

ROSS I.H. (1958): Syngamy and plasmodium formation in the Myxogasteres. — Amer. J. Bot. **44**: 843-850.

ROSS I.H. (1973): The *Stemonitomycetidae*, a new subclass of myxomycetes. — Mycologia **65**: 477-485.

ROSTAFIŇSKI J.T. von (1874-1876): Sluzowce (Mycetozoa) Monografia. Dodatek (Appendix). — Paris.

SCHINNER F. (1982): Myxomyceten des Großglocknergebietes (Eine ökologische Studie). — Z. Mykol. **48**: 165-170.

SCHINNER F., KOBILANSKY C. & KOLM H. (1990): Ein Beitrag zur Ökologie der Myxomyceten. — Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas **VI**: 15-18.

SCHOKNECHT J.D. & SMALL E.B. (1972): Scanning electron microscopy of the acellular slime moulds (Mycetozoa = Myxomycetes) and the taxonomic significance of surface morphology of spores and accessory structures. — Trans. Amer. Micros. Soc. **91**: 380-410.

STEPHENSON S.L. (1989): Distribution and ecology of myxomycetes in temperate forests. II. Patterns of occurrence on bark surface of living trees, leaf litter and dung. — Mycologia **81**: 608-621.

STOCKEM W. & STIEMERLING R. (1976): Cytochemische Untersuchungen zur intrazellulären Verdauung beim azellulären Schleimpilz *Physarum confertum.* — Protoplasma **89**: 117-128.

TAMAYAMA M. & HARIO M. (1997): Vertical distribution of nivicolous myxomycetes in the Northeast District of Japan. — Bull. Jap. Soc. Myx. **15**: 19-22.

VILLARREAL L. (1983): Algunas especies de myxomycetes no registradas del Estado de Veracruz. — Bol. de la Soc. Méxicana de Micologia **18**: 153-164.

WEHNER R. & GEHRING W. (1990): Zoologie. 22. Auflage. — Stuttgart, New York.

Anschrift des Verfassers:

Wolfgang NOWOTNY

Marktplatz 97

A-4752 Riedau

Austria